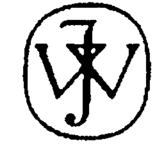

МАСТЕРА ПСИХОЛОГИИ
Харви Шиффман
ОЩУЩЕНИЕ И ВОСПРИЯТИЕ
5-е издание
ПИТЕР

H. R. Schiffman

SENSATION AND PERCEPTION

An Integrated Approach

Fifth Edition



JOHN WILEY & SONS, INC.
New York Chichester Brisbane Toronto Singapore

Х. Р. Шиффман

ОЩУЩЕНИЕ И ВОСПРИЯТИЕ

5-е издание



Москва · Санкт-Петербург · Нижний Новгород · Воронеж
Ростов-на-Дону · Екатеринбург · Самара
Киев · Харьков · Минск
2003

Харви Ричард Шиффман

Ощущение и восприятие

5-е издание

Серия «Мастера психологии»

Перевела с английского З. Замчук

Главный редактор — *Е. Строганова*
Заведующий редакцией — *Л. Винокуров*
Руководитель проекта — *Е. Цветкова*
Выпускающий редактор — *А. Борин*
Научный редактор — *Л. Винокуров*
Литературные редакторы — *Л. Лобень, В. Попов*
Художественный редактор — *Р. Яцко*
Обработка иллюстраций — *Е. Новикова*
Корректоры — *М. Одинокова, Н. Баталова, М. Рошаль*
Верстка — *И. Смарышева*

ББК 88.351.1 УДК 159.93

Шиффман Х. Р.

Ш65 Ощущение и восприятие. 5-е изд. — СПб.: Питер, 2003. — 928 с.: ил. — (Серия «Мастера психологии»).

ISBN 5-318-00373-7

Как мы посредством ощущений и восприятий получаем информацию о внешнем мире? Это основной вопрос, который рассматривается в данной книге. Автор объясняет, как материальный мир воздействует на наши органы чувств, стимулируя их, и как, в свою очередь, нервная система интегрирует и обрабатывает раздражение, преобразует его в различные ощущения и восприятия. Х. Шиффман рассматривает ощущение и восприятие в рамках биологического поведенческого контекста, сопоставляя между собой теории, принципы и наиболее значительные открытия, опираясь на уточненные специально для пятого издания данные, имеющиеся в этой области науки. Кроме того, приводятся сведения о клинических и патологических состояниях нервной системы, которые отражаются на функционировании сенсорно-перцептивной сферы. Книга может быть рекомендована в качестве замечательного учебника для студентов, великолепного справочно-информационного пособия для преподавателей психологических и соответствующих педагогических факультетов вузов. Несомненно, предлагаемый материал заинтересует и любознательного читателя.

ISBN 5-318-00373-7

ISBN 0-471-24930-0 (англ.)

ООО «Питер Принт». 196105, Санкт-Петербург, ул. Благодатная, д. 67в.
Лицензия ИД № 05784 от 07.09.01.
Налоговая льгота – общероссийский классификатор продукции ОК 005-93, том 2; 953005 – литература учебная.
Подписано в печать 15.10.02. Формат 70×100/16. Усл. п. л. 74,82. Тираж 4500 экз. Заказ № 1574.
Отпечатано с готовых диапозитивов в ФГУП «Печатный двор» им. А. М. Горького
Министерства РФ по делам печати, телерадиовещания и средств массовых коммуникаций.
197110, Санкт-Петербург, Чкаловский пр., 15.

Оглавление

Глава 3. Зрительная система

Глава 4. Фундаментальные зрительные функции и явления

Глава 5. Цветовое зрение

Глава 6. Визуальный паттерн и восприятие формы: базовые процессы организации восприятия

Глава 7. Организация восприятия: высшие процессы

Глава 8. Восприятие движения

Глава 9. Восприятие пространства: монокулярное и бинокулярное зрение

Глава 10. Константность и иллюзии

Глава 11. Перцептивное развитие

Глава 12. Слуховая система

Глава 13. Фундаментальные функции слуха и связанные с ними явления

Глава 14. Паттерн аудиального восприятия: звук как источник информации

Глава 15. Равновесие и ориентация в пространстве

Глава 16. Кожные ощущения

Глава 17. Восприятие вкуса: хеморецепторы вкусовых ощущений

Глава 18. Обоняние: химическая теория восприятия запахов

Глава 19. Восприятие времени

Вновь — Яну и Ною

Предисловие

Многие интересуются тем, каким образом мы воспринимаем окружающий нас мир, но на удивление мало знают о тех процессах и механизмах, на которых базируется это восприятие. Понимая, что в основе взаимодействия с тем, что нас окружает, лежат наши чувства, люди между тем не представляют себе, как эти чувства «работают». Принципиальный вопрос, касающийся нашей осведомленности о мире, можно сформулировать так: «Как наши чувства получают и сохраняют информацию об окружающем мире?» На этот важнейший, но не однозначный вопрос, звучавший в разных вариантах и в разных контекстах, было получено множество ответов, каждый из которых отражал собственное вйдение этой проблемы автором. В «Ощущении и восприятии» я отвечаю на этот фундаментальный вопрос, объясняя, каким образом окружающая среда взаимодействует с нашими чувствами и стимулирует их и как, в свою очередь, наши чувства и нервная система трансформируют, интегрируют и обрабатывают стимуляцию, превращая ее в восприятие. Ясно, что обсуждение подобных вопросов требует привлечения разнообразной специальной литературы. Однако, думая о будущих читателях этой книги, я исходил из того, что среди них будут и те, чьи знания психологии, а возможно, и биологии ограничены школьными курсами.

Основная цель этого издания — привести содержание книги в соответствие с теми новыми достижениями теории и практики быстро развивающейся науки об ощущениях и восприятии, которыми были отмечены годы, прошедшие после выхода в свет последнего издания. В этой книге сохранены как существенные организационные изменения, внесенные в четвертое издание, так и представленные в нем основные темы. Как и при предыдущих изданиях «Ощущения и восприятия», главная цель пятого издания заключается в том, чтобы дать читателям интегрированное представление об ощущении и восприятии и об их связи с биологическим и поведенческим контекстами. Чтобы достичь этой цели, я постарался представить широкое и сбалансированное изложение теорий, принципов и базовых открытий, имеющих непосредственное отношение к обсуждаемой проблеме. Кроме того, читатели, знакомые с книгой по предыдущим изданиям, конечно же, обратят внимание на то, что автор постоянно подчеркивает мысль об адаптивной, функциональной роли чувств. Многочисленные примеры сенсорной и перцептивной активности, имеющей очевидные адаптивные последствия, представлены в разных разделах книги. Однако в тексте намеренно сохранена присущая прежним изданиям эклектичность, и автор не отдает предпочтения ни одной конкретной концептуальной точке зрения или теории.

Читатели предыдущих изданий убедятся в том, что обо всех сенсорных системах рассказано достаточно подробно. Хотя основное внимание уделено зрению, а на

втором месте стоит слух, ни одна из сенсорных систем не освещается как «менее важная». Этого никак не скажешь о других книгах об ощущении и восприятии, в которых вкусовая и кожная чувствительность и обоняние нередко описываются очень кратко, а ориентации и восприятию времени обычно посвящается несколько общих фраз. В данной книге эти сенсорные модальности описаны подробно, и каждой из них посвящена отдельная глава.

Изменения, внесенные в пятое издание

Читатель, знакомый с книгой по предыдущим изданиям, без труда увидит, что изменения коснулись как ее формы, так и содержания. К числу новшеств следует отнести обращение на протяжении всей книги к поразительным достижениям быстро развивающейся науки нейрологии, особенно — когнитивной нейрологии, и использование результатов, полученных методами визуализации мозга. Кроме того, значительно расширены разделы, посвященные клиническому изучению сенсорных систем, патологиям последних и перцептивным последствиям этих патологий, в частности перцептивным последствиям различных форм визуальной агнозии.

Ниже приводится перечень основных изменений, касающихся формы и содержания всех глав книги. Глава 1, которая подверглась общей ревизии и пересмотру, знакомит читателей с когнитивной нейрологией и методами визуализации мозга, а также освещает вопрос о естественном отборе и его роли в сенсоперцептивной адаптации. Некоторые разделы главы 2, посвященной психофизике и ее методам, основательно переработаны и дополнены новой информацией; сказанное прежде всего относится к сублиминальной перцепции. Глава 3 по-прежнему посвящена базовым механизмам зрения, но ряд разделов, и прежде всего те, которые посвящены связи глаз—мозг, дополнены современными данными и написаны более доступным языком. Кроме того, для лучшего понимания читателем некоторых процессов, лежащих в основе зрения, в главу 3 введено еще несколько описаний экспериментальных подтверждений. Фундаментальный материал о зрении, изложенный в главе 4, переработан и дополнен результатами изучения роли временны́х факторов в восприятии, включая данные о маскировке и последействиях, что отражает основополагающий характер этих явлений (в четвертом издании книги эти вопросы были освещены в главе 7). Кроме того, введен новый раздел, посвященный остроте зрения птиц, и несколько новых экспериментальных подтверждений. Материал главы 5, посвященной цветовому зрению, тоже переработан и несколько сокращен; в нее включены новые или переработанные цветные вклейки, демонстрирующие эмпирический характер кодирования информации о цвете. В главе 6 основное внимание уделено восходящим (*bottom-up*) процессам, в ней также освещаются некоторые новые вопросы (и представлены относящиеся к ним экспериментальные данные и экспериментальные подтверждения); в первую очередь сказанное относится к разделу, посвященному нейронной основе внимания. Материал главы 7 переработан, но, как и в четвертом издании, она в основном посвящена нисходящим (*top-down*) процессам; в нее включены некоторые результаты, полученные с помощью методов визуализации мозга, и перцептивно-релевантные данные о таких патологиях, как прозопагнозия. Кроме того, глава 7 дополнена несколькими новыми иллюстрациями, подчеркивающими иллюзорный характер субъек-

тивных контуров. Как уже отмечалось выше, материал о маскировке и последействиях, включенный в четвертом издании в главу 7, в пятом издании включен в главу 4. Глава 8 (о восприятии движения) дополнена разделами, посвященными системам зрительного восприятия движения — системам глаз—голова и изображение—сетчатка и включающими современные представления о роли упреждающих (*corollary discharge*) и «утекающих» (*outflow*) сигналов в поддержании перцептивно стабильной окружающей среды, несмотря на изменения ретинального образа. Материал о биологическом движении тоже был основательно переработан. Главы 9 и 10, посвященные восприятию пространства, дополнены современными данными о стереопсисе и новым разделом о бинокулярном соперничестве. Материал главы 11 о развитии перцепции, как и материал глав 12–14 (об аудиальной системе), переработан с учетом последних достижений экспериментальной психологии. Некоторые разделы этих глав написаны заново, с учетом новых данных, полученных с помощью методов визуализации мозга. Примером может служить раздел, посвященный музыкальной агнозии (амузии). Содержание глав 15 и 16, посвященных ориентации и кожной чувствительности, тоже приведено в соответствие с современным состоянием науки, что потребовало весьма существенной переработки каждой из этих глав. В частности, чтобы подчеркнуть чрезвычайно тонкую организацию кожной чувствительности, более подробно изложен вопрос о сложном прикосновении (включая и результаты последних исследований щекотки); раздел о восприятии боли также дополнен результатами последних исследований в этой области. Описания сенсорных модальностей, стимулами для которых являются химические соединения, — системы восприятия вкуса и запаха (главы 17 и 18) — дополнены данными об аномалиях этих модальностей. Кроме того, материал главы 18 дополнен современными данными о феромонах и о сложной взаимосвязи запахов, эмоций и памяти, что отражает наметившийся в последнее время интерес к этим аспектам обоняния. И последнее. Краткая глава 19, посвященная восприятию времени, переработана с учетом результатов последних исследований физиологической основы биологических часов.

«Ощущение и восприятие» как учебник

Пишущий о таких явлениях, как ощущение и восприятие, вынужден коснуться огромного количества разнообразных проблем. Памятуя об этом, я старался сделать изложение понятным и доступным читателям с разным уровнем подготовки и с разными интересами, для чего широко пользовался приемами, к которым обычно прибегают авторы учебников. Чтобы материал книги усваивался по возможности без проблем, каждая глава написана как совершенно самостоятельный фрагмент, не связанный — за несколькими исключениями — с другими главами. Это дает возможность педагогам строить свои собственные курсы, изменяя последовательность изложения материала глав без видимого ущерба для их смысла. Более того, те педагоги, которые обычно не включают в свои курсы все традиционные аспекты таких явлений, как ощущение и восприятие, без труда могут исключить некоторые главы, разделы или подразделы, не боясь нарушить последовательность изложения. Многие особенности этой книги объясняются желанием автора облегчить учащимся постижение изложенного в ней материала и сделать его максималь-

но успешным. На самом деле одной из сильных сторон этой книги является обилие иллюстраций. Чтобы учащиеся как можно лучше поняли изложенный в ней материал, были тщательно подготовлены сотни рисунков, раскрывающих смысл важнейших положений текста и поясняющих его. Вряд ли какая-нибудь другая публикация по данной теме может сравниться с этой монографией по количеству и разнообразию представленных в ней рисунков. Каждой главе предпослано вступление, посвященное постановке проблемы, обсуждению которой она посвящена, а в конце главы приводятся выводы и перечень вопросов, которые могут быть использованы читателями для самотестирования или для дискуссий в аудиториях. Чтобы ответить на эти вопросы, учащиеся должны усвоить основные положения и принципы, изложенные в главе. Поскольку многие аспекты проблемы, которой посвящена эта книга, теснейшим образом связаны с другими науками, в том числе с анатомией, биологией, медициной, физикой и химией, автор не смог обойтись без специальной терминологии. Хотя я сознательно старался не злоупотреблять ею, все же не исключено, что рядовому читателю словарь автора покажется незнакомым, если не обескураживающим. Желая «смягчить этот удар» и сделать сами термины более интересными, я включил в текст информацию об их происхождении, что также помогает «демистифицировать» их использование. Чтобы помочь читателю выявить наиболее важные термины каждой главы, при первом упоминании в тексте они выделены жирным шрифтом, а в конце каждой главы приводится перечень ключевых слов. Кроме того, книга снабжена унифицированным и приведенным в соответствие с современной терминологией глоссарием, что должно облегчить читателю работу с терминами, используемыми на протяжении всей книги. В этот глоссарий введены также и ключевые слова.

Понятно, что ощущения и восприятия — это не предмет изучения кабинетной науки, а элемент повседневной жизни человека. Помня об этом, я включил в пятое издание в качестве примеров ряд интересных, легко реализуемых экспериментальных подтверждений, которые либо требуют минимального оборудования, либо вовсе не требуют его. Во многих случаях они помогают понять и усвоить специфические сенсоперцептивные понятия; их также можно использовать в качестве отправных точек для лекций и дискуссий в аудиториях. Более того, требуя от читателя внимания и собственной активности, экспериментальные подтверждения позволяют ему приобрести собственный опыт общения с некоторыми описанными в книге явлениями и получить тем самым непосредственное доказательство справедливости некоторых обобщений, сделанных автором. В этом смысле экспериментальные подтверждения помогают ликвидировать разрыв между богатством наших реальных сенсоперцептивных впечатлений о мире и слишком распространенным, традиционным отношением к ним как к абстрактным событиям, имеющим место лишь в лабораториях исследователей.

И последнее. Готовя монографию к пятому изданию, я пытался создать книгу, которая одновременно была бы релевантной поставленной задаче и ориентированной на учащихся, легко читалась и была бы интересной, отражала современное состояние науки и была бы понятной, но прежде всего я стремился передать читателю свое восхищение сложностью такой проблемы, какой являются ощущения и восприятие.

Благодарности

Подготовка этого издания была бы невозможна без поддержки и помощи разных людей, и мне хотелось бы выразить им свою благодарность. Я искренне признателен за серьезную и конструктивную критику многим именитым психологам, которые на разных стадиях работы знакомились с содержанием глав: Чану Р. Луо, Уэслианский университет; Дональду Г. Мак-Бёрни, Университет Питтсбурга; Джону Пина, Университет Миннесоты; Бёртону А. Вейссу, Университет Дрекселя; Майклу Бэбкоку, Университет штата Монтана; Майклу Дж. Уэнджеру, Университет Нотр Дам; Томасу Р. Элли, Clemson University; Дэвиду Ф. Куку, Университет штата Иллинойс (Чикаго); Чарльзу М. Тримбаху, Университет Роджера Уильямса; Полу Эшли, Канзасский университет; Зонг-Лин Лу, Университет Южной Каролины; Брюсу Бергу, Университету Калифорнии (г. Ирвин).

Я благодарен многим сотрудникам издательства *John Wiley & Sons* за усилия, приложенные ими для того, чтобы эта книга увидела свет. Вклад Келли Таварес, главного редактора, заслуживает специальной благодарности. Если возникали какие-нибудь проблемы на стадии производства, я начинал с того, что звонил именно ей, и она все улаживала. Она держала в памяти огромное количество разных деталей и руководила издательским процессом с чрезвычайным терпением и профессионализмом. Особая благодарность и Бетти Пессаньо за блестящую подготовку рукописи к изданию. Ее умение небольшой редакторской правкой сделать изложение многих вопросов более понятным оказалось чрезвычайно плодотворным. Я признателен Анне Мелхорн, Николь Хорлахер и Саре Вит за огромную работу с фотографиями и иллюстрациями и главному дизайнеру Кевину Мёрфи за то, что книга выглядит столь привлекательно. Особая признательность — Эллен Шварц, научному редактору, которая не только уговорила меня переработать четвертое издание, но и выбрала таких прекрасных помощников, как Эман Хадсон, Катрин Карденья и присоединившуюся к ним позднее Лили Де Грасс. Они очень помогли мне.

Не могу не воспользоваться случаем и не поблагодарить разных людей, которые помогали мне на разных этапах подготовки пятого и/или предыдущих изданий. Я признателен за помощь и поддержку Яну Шиффману, Ною Шиффману, Сью Грейст-Буке и Жанетт Дэвис. Благодарю также всех тех, кто выполнял разную работу, прямо или косвенно связанную с подготовкой этого издания. Ян Шиффман и Ной Шиффман предложили ввести в книгу ряд иллюстраций и подготовили их. Гарольд, Эллен и Дженни Шиффман высказали немало полезных идей и никогда не отказывались ни от какой помощи. Марджори Ф. В. Г. Гриньонис помогла получить некоторые оригинальные фотографии, Рон Ганделман, Маршалл Куратоло и Ллуэллин Вуллкотт Шиффман дополнили мой список литературы некоторыми релевантными ссылками. Доктор Джеймс Хойм не позволял мне «растекаться мыслью по древу», а благодаря Патрику Грэйсу, специалисту-компьютерщику, я не захлебнулся в информационном потоке. Бонита Гриффит помогала мне в чрезвычайно трудном деле, связанном с перепиской, получением разрешений на публикацию иллюстрационного материала и подготовкой справочно-поискового аппарата, а также в разных других делах, связанных с подготовкой этого издания.

Х. Р. Ш.

ГЛАВА 1

Введение. Общие представления об ощущении и восприятии

Мы живем в мире предметов и событий и ощущаем их присутствие без заметного напряжения Иными словами, мы настолько легко и естественно осознаем окружающий мир, что склонны принимать ощущение и восприятие как нечто само собой разумеющееся Как правило, люди, не имеющие специальных знаний, полагают, что восприятие предметов и событий окружающего мира не создает существенных трудностей для исследований психолога, в крайнем случае — чисто технические проблемы, такие, например, как попытка понять принцип функционирования какой-либо конкретной сенсорной системы Однако Ричард Грегори (Richard Gregory, 1977) писал о зрении

> Нам так много известно о зрении, что требуется недюжинное воображение, чтобы признать существование еще не решенных проблем Однако вдумайтесь На сетчатке возникает множество искаженных, перевернутых с ног на голову образов, а мы видим в окружающем нас пространстве целостные предметы Сетчатка стимулируется последовательно воздействующими на нее раздражителями, а мы между тем воспринимаем предметный мир, и это не что иное, как чудо (р 9)

Если это и не чудо, то уж по меньшей мере — нечто такое, что поражает воображение, особенно если вспомнить о том, что все наши знания об окружающем мире зависят от природы физической энергии, непосредственно воздействующей на наши органы чувств Так, наша способность различать запахи основана на сложной химической реакции, протекающей в глубине носовой пазухи, способность видеть есть результат трансформации сетчаткой глаза воздействующей на нее световой энергии, а способность слышать есть следствие воздействия на рецепторы внутреннего уха колебаний воздуха Более того, эти внешние источники энергии могут быть во многом не полностью выражены и даже искажены Нередко, в частности когда у нас перед глазами лишь неясные очертания, когда звук отрывист и слаб или когда мы только на мгновение прикасаемся к какому-либо предмету, мы получаем лишь очень неполную сенсорную информацию об окружающем мире, в большинстве случаев наше восприятие вполне соответствует действительности

Как это происходит? Не вызывает сомнения, что все знания о внешнем мире зависят от наших чувств и что, судя по всему, существует очень тесная связь между окружающим миром и нашей осведомленностью о нем. Но как информация об окружающем мире становится нашими знаниями о нем? Как все качества и особенности предметов оказываются представленными и заново воссозданными в нашем сознании таким образом, что мы воспринимаем их как реальные предметы, имеющие определенный смысл?

Рассмотрим вторую фундаментальную проблему· наше осознание физической реальности — окружающих нас объектов и происходящих событий — представляется нам столь осязаемым, конкретным и реальным, что мы обычно верим в то, что мир должен существовать именно в том виде, в каком мы его воспринимаем, либо в крайнем случае в то, что наше восприятие лишь немного не соответствует реальности. Однако сколь велико в действительности соответствие физического мира субъективному, внутреннему миру, созданному нашими ощущениями? Рассмотрим рис 1.1.

Две вертикальные линии кажутся не равными по длине. Однако вопреки тому, что говорят нам наши чувства, линии равны между собой. В действительности же речь идет о хорошо известной иллюзии длины, называемой иллюзией Мюллера-Лайера. Следовательно, поскольку наши знания о мире зависят от наших чувств, важно отдавать себе отчет в том, что мир, созданный нашими чувствами, не всегда полностью соответствует физическому миру. Это утверждение справедливо, ибо, как будет показано ниже, некоторые источники сенсорной информации нередко ввергают нас в ошибки и в системные искажения, что дает неверное представление о мире.

Рис. 1.1. Две совершенно одинаковые вертикальные линии. Добавление к каждой из них по два угла, направленных в разные стороны, привело к тому, что линии кажутся не равными по длине. Это пример иллюзии Мюллера-Лайера, описанной в главе 10

Понимание того, как мы осознаем окружающую действительность, а также понимание связи между внешней средой и нашим сознательным опытом — вот основные проблемы, которые приходится решать психологам, изучающим ощущение и восприятие. Одной из целей данной книги и является рассмотрение этих проблем.

В этой главе будет рассмотрено несколько вопросов. Прежде всего, в ней не только вводятся сами понятия «ощущение» и «восприятие» и раскрывается их смысл, но также рассматриваются и те явления, которые они описывают. Кроме того, в ней предпринята попытка определить место того раздела психологии, который занимается изучением ощущения и восприятия, не только в самой психологии, а (и это значительно более широкая постановка вопроса) и в истории философской мысли и психологической науки, для чего приводятся сведения о становлении основополагающих представлений об этих явлениях. Затем следует описание основных современных подходов к изучению ощущения и восприятия и далее — обоснование необходимости этого изучения. Последний раздел главы — введение в процессы, благодаря которым физические сигналы из окружающей среды превращаются в нейронную энергию... В частности, в данной главе описана работа рецеп-

торных клеток — основной стадии инициирования сенсорной и перцептивной реакций, а также описана роль клеток в превращении внешних сигналов в нейронную энергию.

Ощущение и восприятие

Традиционно принято использовать термины «ощущение» и «восприятие» для обозначения разных явлений. Термином «**ощущение**» обозначаются начальные процессы обнаружения и кодирования энергии физического мира Отсюда следует, что ощущения связаны с начальной стадией контакта организма с окружающей его средой. Потенциальными энергетическими сигналами, которые может послать среда, являются свет, давление, тепло, химические вещества и т. д., и наши органы чувств — окна в окружающий мир — получают эту энергию и трансформируют ее в биоэлектрический нейронный сигнал, который отправляется в мозг. В реализации этой первой стадии познания мира участвуют специальные нейронные единицы, или рецепторные клетки (они будут описаны ниже в этой же главе), реагирующие на тот или иной вид энергии. Так, например, клетки сетчатки глаза реагируют на световую энергию, а столь же избирательно действующие вкусовые рецепторы языка реагируют на молекулы химических соединений. Изучение ощущения включает изучение всех этих биологических событий, но не исчерпывается ими Психолог, изучающий зрительные ощущения, не ограничится рассмотрением физического строения глаза и его реакции на световую энергию, но попытается также понять, как именно сенсорный опыт связан и с внешним стимулированием, и с функционированием глаза.

Под *ощущениями* как таковыми понимают непосредственные, фундаментальные и прямые контакты (переживания) определенного рода, иными словами, они относятся к осознанному знанию о качестве или характеристических признаках окружающих нас предметов, таких как «тяжелый», «теплый», «громкий» и «красный», и это знание, как правило, является результатом воздействия простого, изолированного раздражителя.

Что же касается **восприятия**, то оно является результатом психологических процессов, в которых задействованы такие понятия, как смысл, взаимосвязи, контекст, субъективная оценка, предшествующий опыт индивидуума и память. В соответствии с этими различиями между ощущением и восприятием наши глаза могут вначале зафиксировать ряд быстро сменяющих друг друга на телевизионном экране цветных изображений (это есть работа ощущения), но то, что мы видим на экране или воспринимаем благодаря ему, представляет собой изображение зрительных событий, в которых люди и предметы осмысленно взаимодействуют между собой в пространстве. Точно так же типичный внешний звуковой раздражитель заставит наши барабанные перепонки вибрировать определенным образом, создавая мгновенно узнаваемую его особенность, в частности громкость, но мы слышим или воспринимаем разговор или мелодию. Следовательно, восприятие включает систематизацию, интерпретацию и осмысление информации, поступающей от сенсорных систем. Иными словами, восприятие представляет собой результат упоря-

дочения ощущений и их превращение в знания о предметах и событиях физического мира.

Определив эти различия, следует отметить, что они имеют скорее историческое, нежели практическое или функциональное значение. Говоря о многих значимых контактах с внешним миром, трудно, если вообще возможно, провести границу между ощущением и восприятием. Слушая музыку, мы разве отдаем себе отчет в том, каковы особенности отдельных нот, в частности какова их абсолютная высота и громкость? Беря в руки знакомый предмет, будь то книга или карандаш, можем ли мы почувствовать давление, оказываемое ими на наши пальцы или ладони, независимо от того, каков предмет на ощупь? В обоих случаях ответ отрицательный. В общем, ощущение и восприятие представляют собой взаимосвязанные и неразделимые процессы. Как правило, лишь в контролируемых лабораторных условиях можно инициировать изолированные ощущения, не имеющие ни смысловой, ни контекстуальной нагрузки и не связанные с предшествующим опытом испытуемого. Следовательно, хоть эти термины и станут частью нашего словаря, в данной книге мы, как правило, будем избегать четкого разграничения ощущения и восприятия и будем придерживаться интегрированного подхода. Иными словами, мы согласны с теми, кто считает, что результатом воздействия окружающей среды обычно является полезная для организма информация, часть которой — сравнительно простая информация общего характера (например, яркость предмета), а часть — более сложная (например, информация, связанная с идентификацией предмета).

Зачем нужно изучать ощущение и восприятие?

Любой человек, сталкивающийся с таким сложным и многогранным явлением, как ощущение и восприятие, конечно же, вправе спросить, зачем нужно изучать его. Помимо чисто научных существует немало и других побудительных мотивов. Во-первых, как вскоре станет ясно из представленной ниже информации, идеи, дискуссионные вопросы и основные аспекты этой проблемы важны не только для истории психологии как науки вообще, но и являются центральными для экспериментальной психологии в частности. Роль чувств в решении фундаментальных философских проблем, касающихся того, как именно мы познаем окружающий нас мир, чрезвычайно велика. Сама экспериментальная психология началась с философских проблем, в которых основное внимание уделялось ощущению и восприятию.

Во-вторых, еще одна причина, тесно связанная с первой и побуждающая изучать ощущение и восприятие, — их важность для получения системных знаний о самих себе и об окружающем нас мире. Это справедливо, ибо все наши знания о находящейся вне нас реальности являются в первую очередь результатом ощущений и восприятия. Наши чувства — это наш единственный механизм обнаружения энергетических и химических сигналов, посылаемых нам средой, и именно на их основе мы воспринимаем и оцениваем реальность. Иными словами, наши знания о мире и наше внутреннее ощущение физической реальности проистекают из полученной нами сенсорной информации. Чтобы убедиться в правильности этого

утверждения, подумайте о том, как вы получаете информацию о происходящем вокруг вас. Вы постоянно в курсе сенсорных событий — зрительных образов, звуков, осязательных ощущений и, вероятно, запахов. Восприятие внутренней, и особенно внешней, среды есть нечто такое, что мы испытываем почти постоянно. А теперь подумайте о том, во что превратилась бы ваша повседневная жизнь, если бы вы внезапно лишились одного или нескольких чувств. Учитывая уровень современных технологий, вы, скорее всего, приспособились бы и научились обходиться без того, что потеряли. Однако очевидно и то, что ваша осведомленность о среде обитания соответственно уменьшилась бы, и в зависимости от обстоятельств ваше благополучие, а возможно, и сама жизнь оказались бы под угрозой.

Есть также немало практических причин для изучения ощущения и восприятия. Этот раздел психологии имеет дело с важными, если не с решающими, аспектами нашего повседневного взаимодействия с внешней средой. Вы только представьте себе, как часто вам приходится иметь дело с огромным количеством разных приспособлений, созданных для того, чтобы поставлять информацию через сенсорные системы человека: светофоры, автомобили, часы, телефоны, стереосистемы, видеодисплеи (например, компьютеры и телевизоры). Подумайте также о некоторых важных практических последствиях наших контактов с физическим миром при помощи сенсорных раздражителей. Например, какие звуки и цвета с наибольшей вероятностью будут восприняты как сигналы опасности? Правда ли, что лучше всего для этой цели подходит красный цвет? Является ли вой сирены эффективным звуковым сигналом? Следует ли вообще избегать природных веществ, обладающих неприятным, прежде всего горьким, вкусом? Какие акустические характеристики поступающего извне раздражителя позволяют нам безошибочно локализовать его источник? Что происходит с чувствительностью нашего зрения, когда мы переходим из освещенного помещения в темноту? Является ли врожденным восприятие глубины? Каков порог чувствительности каждой данной сенсорной модальности, оптимально исполняющей возложенные на нее функции? Как интенсивное стимулирование — например, оглушительный шум или ослепительный свет — влияет на способность к восприятию?

Если говорить о практической целесообразности, то изучение ощущения и восприятия вооружает ученых умением выявлять и лечить людей с нарушениями сенсорно-перцептивной системы. Например, психологи, изучающие слух, считают, что его характерное понижение связано с длительным воздействием сильного шума. Как правило, исследователи связывают снижение уровня ощущений и восприятия со специфическими внешними событиями, такими как недостаток опыта, травма, болезнь или возрастные изменения. Старение оказывает глубочайшее влияние на эффективность сенсорных систем. Рассмотрим следующий пример, связанный со слухом: поскольку верхний слуховой порог (имеется в виду абсолютная высота того или иного звука, т. е. насколько высоким или низким он кажется) с возрастом понижается, использование высокого звука в качестве сигнала тревоги стало бы опрометчивым поступком, ибо пожилые люди вполне могут не услышать его.

Еще одна причина, побуждающая изучать ощущение и восприятие, проистекает из общего научного интереса к миру, в котором мы живем, и к самим себе. Поду-

майте о том, какой серьезный интеллектуальный вызов бросает нам изучение и объяснение сложных процессов, благодаря которым мы воспринимаем окружающий мир. Как уже отмечалось в начале этой главы, наше восприятие окружающей действительности ставит важные с точки зрения науки вопросы, которые требуют изучения. Ховард (Howard, 1982) отмечает, что «многие люди не считают восприятие проблемой; они воспринимают мир постоянно и настолько легко, что принимают механизм [восприятия] как нечто само собой разумеющееся. Из всех важных проблем науки восприятие — самая обойденная вниманием, и, возможно, причина этого заключается в том, что она — самая сложная из всех» (p. 1).

Как правило, мы не осознаем, что восприятие — это проблема, до тех пор, пока не столкнемся с чем-то необычным. Рассмотрим два примера, представленных на рис. 1.2: ромбоид Неккера (рис. 1.2, *а*) и восприятие субъективных контуров (рис. 1.2, *б*).

Рассматривая рис. 1.2, *а*, мы не осознаем ни поглощения световой энергии, отраженной от него, ни образования изображения на сетчатке нашего глаза, ни того, как информация поступает в мозг по нервным трактам, и нам также ничего не известно о процессах, приводящих к ее восприятию: все это происходит без усилий с нашей стороны. Между тем мы легко воспринимаем изображение трехмерной фигуры. Это непосредственное познание — восприятие плоской фигуры в качестве объемной — само по себе является глубоким и удивительным. Однако если ваш взгляд задержится на этой фигуре дольше, то без каких бы то ни было изменений в световой энергии в изображении, возникшем на сетчатке, и без дополнительной нейронной информации плоская прозрачная фигура будет казаться объемной. То, что прежде было передней поверхностью, превращается в дно. Восприятие изменилось без всякого изменения вызвавшего его стимула. Хотя этот пример, иллюстрирующий проблему восприятия и основанный на описании, выполненном в 1832 г. швейцарским натуралистом Л. А. Неккером, и необычен, наше традиционное восприятие — столь же незаурядное явление. В главах 7 и 10 мы вернемся к проблеме ромбоида Неккера.

Левая часть рис. 1.2, *б* — фигура, образованная углами и дисками с вырезанными секторами и напоминающая по своим очертаниям фигуру человека. Она кажется неинформативным, симметричным рисунком, однако стоит повернуть диски с вырезанными секторами на 180° (правая часть рис. 1.2, *б*), как начинает казаться, что перед дисками лежит белый треугольник. У вас есть возможность убедиться

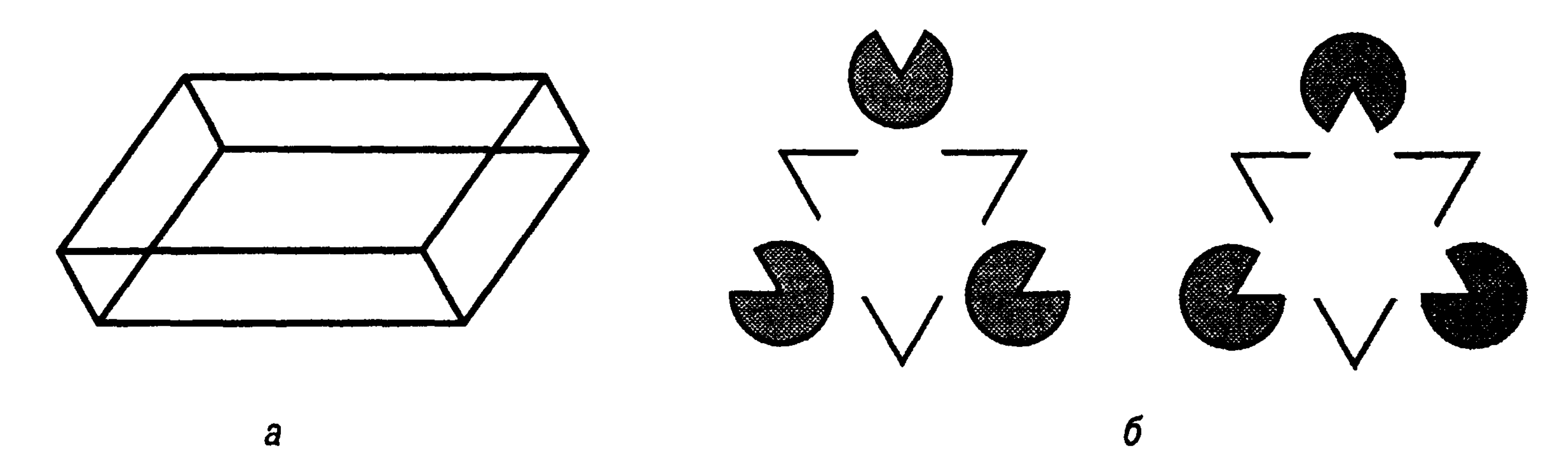


Рис. 1.2. Две проблемы восприятия: *а* – ромбоид Неккера, *б* – субъективные контуры

в том, что этот белый треугольник — иллюзия, возникшая благодаря определенному расположению дисков с вырезанными секторами. Это явление, называемое **субъективный контур,** будет рассмотрено в главе 7.

И последнее. Мы изучаем ощущение и восприятие, потому что это исключительно интересные темы, помогающие нам отвечать на насущные вопросы, возникающие в повседневной жизни, и в первую очередь на те из них, которые связаны со зрением, слухом, обонянием и другими чувствами. Не вызывает сомнения, что мы наделены впечатляющим арсеналом сенсорных инструментов, и их функционирование дает нам огромное количество сведений об окружающем мире.

Ощущение и восприятие. Исторические и научные корни проблемы

Многие проблемы, с которыми столкнулись психологи, изучающие ощущение и восприятие, неновы. На самом деле интерес к дискуссионным вопросам и проблемам, связанным с ощущением и восприятием, восходит к истокам интеллектуальной истории человечества. Еще древнегреческие философы размышляли над тем, как именно мы познаем то, что находится вне наших тел, т. е. как мы познаем окружающий мир. Первым из древнегреческих философов, считавшим необходимыми тщательные наблюдения за природой и ее описание, был Аристотель (384–322 гг. до н. э.), именно поэтому его традиционно считают первым ученым. Он полагал, что все знания об окружающем мире человек получает благодаря опыту, приобретаемому через ощущения. Кроме того, он создал просуществовавшую долгое время базовую классификацию, включившую пять чувств — зрение, слух, вкус, обоняние и осязание.

Эмпиризм и чувства

Исторически вопрос о том, как именно мы познаем окружающий мир, остается доминирующей проблемой, и представления о том, что эти знания являются результатом опыта, приобретаемого благодаря чувствам, стали плодотворным направлением философской мысли XVII и XVIII столетий, названным **эмпиризмом.** Эмпиризм исходит из того, что единственным источником знаний об окружающем мире является чувственный опыт, т. е. то, что мы получаем благодаря слуху, зрению, обонянию и другим чувствам. Наиболее известные эмпиристы XVI — середины XVII в., такие как Томас Гоббс (1588–1679), Джон Локк (1632–1704) и Джордж Беркли (1685–1753), пропагандировали философскую идею, смысл которой заключается в том, что *все* знания являются результатом обучения, ассоциаций и опыта, которыми мы обязаны чувствам. В соответствии с трактовкой эмпиризма, принадлежащей Локку, изначально человеческий разум представляет собой *tabula rasa,* или чистую доску, на которой в дальнейшем фиксируется опыт, приобретаемый с помощью чувств.

Философ Джордж Беркли, который был епископом в Клойне (Ирландия) и имя которого увековечено в названии университетского городка штата Калифорния, ставил под сомнение само существование окружающего мира и придерживался

необычного (для своего времени) взгляда, суть которого состояла в том, что мир существует *только* в нашем восприятии. Иными словами, если мы не ощущаем мира предметов, то его и нет. Но разве не следует из этих представлений, что, например, дерево, на которое никто не смотрит, перестает существовать? (Другой версией этого вопроса является старая философская загадка: «Если в лесу падает дерево, но рядом нет никого, кто это слышит, был ли при этом какой-нибудь звук?») Беркли считал, что Бог всегда воспринимает все, следовательно, по Беркли, очевидная перманентность мира есть доказательство существования Бога. Один из лимериков Рональда Нокса (1888–1957), процитированный Бертраном Расселом (1872–1970) (B. Russell, 1945, p. 648) вместе с анонимным ответом, излагает идеи Беркли о перманентности физического мира в саркастической манере:

Жил на свете один юноша, который как-то сказал:
«Должно быть, Бог очень удивится,
Если узнает, что это дерево никуда не девается,
Даже если на него никто не смотрит».

Ответ анонима звучал так:

Глубокоуважаемый сэр,
Ваше удивление кажется мне странным.
Я всегда смотрю на это дерево,
И именно поэтому оно никуда и не денется.
Искренне Ваш,
Бог.

Традиция эмпиризма продолжает существовать и проявляется во многих современных подходах к трактовке восприятия (см. ниже *конструктивистский* подход). Современная трактовка подчеркивает роль чувственного опыта (противоположности того, что является результатом научения или врожденными факторами) в овладении пространственным восприятием и восприятием речи или в приобретении вкусовых предпочтений.

Разумеется, ощущение и восприятие являются областями научного знания, вследствие чего многие из наиболее важных аспектов этой проблемы, равно как и точные, количественные методы ее изучения, почерпнуты из других наук. Вопросы и проблемы, которые интересуют психологов, изучающих ощущение и восприятие, столь тесно связаны с биологией, химией и физикой и так много черпают из этих наук, что их вполне можно отнести к числу таких подразделов психологии, которые вполне обоснованно могут быть названы производными других наук. Исторически трудно отделить проблемы психологии и физики, изучавшиеся в XVIII в., от проблем ощущения и восприятия. Так, вплоть до начала XIX в. изучение света и оптики и изучение визуального восприятия были взаимосвязаны, ибо свет рассматривался как «вспомогательный инструмент» визуального восприятия. Эдвин Боринг (1886–1968) писал: «Свет — это понятие, изобретенное для объяснения зрения, ибо первые проблемы физики тоже связаны с восприятием» (E. Boring, 1942, p. 97).

Многие фундаментальные проблемы, интересовавшие физиков и психологов прошлого, были связаны с сенсорным опытом. Так, физик Томас Юнг (1773–1829), прославленный создатель волновой теории света, является и автором фундаментальной работы о восприятии цвета. Не менее знаменитый физик Джеймс Клерк Максвелл (1831–1879), великий сэр Исаак Ньютон (1642–1727) и, возможно, самый выдающийся предшественник современной науки о восприятии, физик и психолог Герман фон Гельмгольц (1821–1894), автор математического обоснования закона сохранения энергии, тоже уделяли большое внимание изучению восприятия цвета. Наше современное понимание этой сложной проблемы во многом базируется на их работах (см. главу 5). Эрнст Мах (1838–1916), автор классических трудов по механике (его именем названо отношение скорости объекта к скорости звука — *число Маха*), также изучал ощущение (в 1886 г. им написана книга «Анализ ощущений») и внес большой вклад в исследование такого явления, как контрастное зрение (одно из его открытий, названное *полосами Маха*, описано в главе 6).

И последнее. Прежде чем завершить рассказ о первых ученых, заложивших основы и очертивших круг проблем изучения ощущения и восприятия, следует отметить и вклад Вильгельма Вундта (1832–1920), основателя экспериментальной психологии. У Вунда было два образования — медицинское и психологическое, его первая работа была посвящена образованию мочи и той роли, которую играет в этом процессе соль. Заслуживает упоминания и тот факт, что одним из первых соавторов ранних научных исследований Вундта был химик Р. В. Бунзен (1811–1899), создатель газовой горелки, ныне носящей его имя (Hothersall, 1984).

В 1879 г. Вундт начал имевшую принципиальное значение серию лабораторных исследований зрения, слуха, внимания и времени реакции (которое он считал средством измерения скорости мышления), поставивших проблемы ощущения и восприятия и их изучение в один ряд с проблемами любой другой науки. Многие проблемы ощущения и восприятия, которые будут рассмотрены в данной книге, — это именно те проблемы, к изучению которых Вундт обратился в XIX в.

Наука об ощущении и восприятии как междисциплинарная область знаний

Как сказано выше, исторически проблемы других наук тесно связаны с проблемами ощущения и восприятия. А это значит, что изучение ощущения и восприятия требует такой информации, которая лежит за пределами психологии как таковой. Так, чтобы изучать зрение, необходимо иметь представление и о природе света, и о том, что с ним происходит при прохождении через разные элементы глаза, и о том, как он влияет на клетки глазных рецепторов. То же самое можно сказать и о слухе: нам нужны знания о физике звука и распространении звука как о физическом процессе и о том, как передается вибрация во внутреннем ухе и как эта вибрация трансформируется в сигналы, воспринимаемые нервными окончаниями. А чтобы понять, почему мы чувствуем запахи и вкус, нужны хотя бы самые элементарные знания химии. Для понимания осязания нужны знания о механической энергии и передаче тепла, а понимание ориентации тела в пространстве невозможно без знания основ гравитации и механики.

Подходы к изучению ощущения и восприятия

При изучении ощущения и восприятия возможны разнообразные подходы. В этом разделе мы остановимся на тех из них, которые были важны в прошлом и не утратили своего значения и в наши дни. Они описаны кратко, а то, что они представлены последовательно, не обязательно свидетельствует о том, что они взаимно исключают друг друга. Более того, некоторые из них упомянуты прежде всего потому, что исторически именно они создали основу ряда современных направлений. Некоторые подходы более подробно будут обсуждены ниже.

Структурализм

Когда в 1879 г. Вильгельм Вундт закладывал основы психологии как экспериментальной науки, он воспользовался методологией, характерной для основных наук XIX в. и известной под названием **структурализм.** Как и естественные науки, основное внимание которых было сосредоточено на изучении структуры базовых элементов материи — атомов, молекул, клеток, психология, особенно благодаря усилиям одного из наиболее выдающихся учеников Вундта, Эдуарда Бредфорда Титченера (1867–1927), обозначила стоящую перед ней проблему как изучение *структуры* восприятия. Иными словами, экспериментальная психология поставила перед собой цель изучить простейшие, базовые элементы сознательного опыта, а именно простейшие ощущения. По Титченеру, задача психологии — *разложить* восприятие на составляющие его элементы — на простейшие ощущения. На рис. 1.3 представлен визуальный пример — «структуралистский» треугольник.

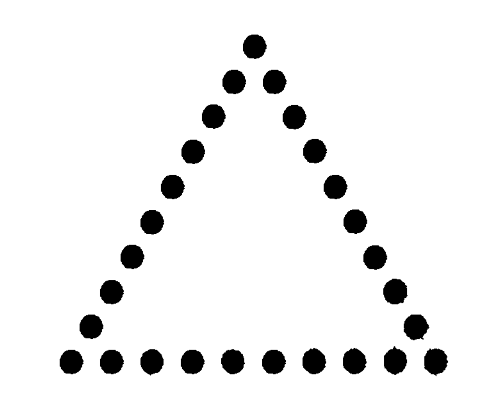


Рис. 1.3. «Структуралистский» треугольник

В соответствии с интерпретацией структуралистов каждая точка в образованной точками линии вызывает одиночное элементарное ощущение, и восприятие треугольника обусловлено их суммацией

В соответствии с представлениями структуралистов каждый из «точечных» элементов, изображенных на рис. 1.3, вызывает одиночное элементарное ощущение, и восприятие треугольника создается благодаря результирующему воздействию этих ощущений. Как правило, восприятие аспектов окружающего мира происходит не так. Понятно, что ранний структуралистский подход к восприятию представляет преимущественно исторический интерес, и сегодня никто не принимает всерьез его строгие представления об элементарных ощущениях. Однако структурализм дал мощный толчок к тому, чтобы задуматься над ролью базовых, фундаментальных сенсорных модулей, и до некоторой степени он соответствует ряду современных представлений, базирующихся на элементной природе ощущения и восприятия (таких, как *bottom-up*-процессы, описанные в главе 6).

Гештальт-психология

Второе направление, которое мы рассмотрим, возникло отчасти как реакция на структурализм. Сторонники этого направления, известного под названием **гештальт-психология** и возникшего в Германии примерно в 1910 г., подвергали

критике представления структуралистов о восприятии как о комбинации отдельных ощущений, которые можно разложить на простейшие, индивидуальные элементы. В соответствии с воззрениями гештальт-психологов структурный анализ игнорирует существенный фактор восприятия — *взаимосвязь* между раздражителями.

Рассмотрим рис. 1.4. Что мы видим? Три точки. Если вы к тому же видите треугольник, значит, ваше восприятие есть восприятие гештальта. Вместо простой суммы элементов вы воспринимаете единую, интегрированную фигуру. Воспринимаемый вами треугольник обладает уникальными свойствами, отсутствовавшими у тех элементов, из которых он образован, и не является их простой суммой. Элементы так связаны между собой, что образуют фигуру, имеющую свойства и качества, которых нет у ее отдельных частей. Как показывает этот простой пример, гештальт-подход обращает основное внимание на то, что мы воспринимаем окружающий мир, учитывая его структурные элементы и их соотношения, и что мы стремимся воспринимать целостные, связные и имеющие смысл формы.

Рис 1.4. «Гештальтистский» треугольник

Восприятие треугольника является скорее результатом *взаимного расположения* трех точек, нежели суммой их сенсорных эффектов. Восприятие треугольника, когда представлены только 3 точки, — яркая иллюстрация целостного и связного восприятия гештальта

Не вызывает сомнения, что наши знания об окружающем мире являются результатом именно такого восприятия, о каком говорят сторонники гештальт-психологии. Вспомните какую-нибудь мелодию. Ее особенность — в связи между нотами. Именно *связь* между нотами характеризует данную мелодию и делает ее узнаваемой. До тех пор пока эта связь остается постоянной, мелодия, даже транспонированная в другую тональность, будет узнаваема.

Хотя немногие современные психологи назовут себя приверженцами гештальт-психологии, это вовсе не значит, что гештальтистский подход отвергнут и забыт. Напротив, основная гештальтистская идея о целостности восприятия была интегрирована в важнейшие исследования и прежде всего в те из них, которые подчеркивают организованную природу восприятия. В дальнейшем у нас еще будет возможность повторить эту мысль, здесь же можно ограничиться цитатой, выражающей кредо гештальтистской психологии: «*Целое не есть простая сумма его частей*».

Конструктивистский подход

Конструктивистский подход, теснейшим образом связанный с традициями эмпиризма, подчеркивает активную роль наблюдателя в процессе восприятия. Он исходит из того, что восприятие — это нечто бóльшее, чем простая констатация самого факта воздействия раздражителя. Основная идея конструктивистского подхода заключается в том, что воспринимаемое нами в любой момент представляет собой *ментальную конструкцию*, основанную на наших познавательных стратегиях, нашем предшествующем опыте, пристрастиях, ожиданиях, мотивации, внимании и т. д. Иными словами, конструктивистский подход основан на том, что наблюдатель конструирует или даже «выводит» восприятие логическим путем исходя

из интерпретации поступающих к нему извне сведений. Принципиальной для конструктивистского подхода является мысль о том, что возникновению восприятия предшествует конструирование, осознание связи между явлениями и событиями физического мира, ее опосредование.

Оглянитесь вокруг. Вы несомненно увидите, что окружающие вас предметы расположены определенным образом: одни близко, другие — далеко. Но откуда вам это известно? Откуда вы знаете, что стул, например, стоит перед столом? В соответствии с конструктивистским подходом, вы принимаете во внимание некие средовые, пространственные ориентиры. Возможно, стул закрывает или визуально затемняет часть стола. Конструктивистский подход исходит из того, что ваше восприятие расположения этих предметов отчасти является результатом осознания подобной связи.

Конструктивистский подход оказал заметное влияние на экспериментальное изучение восприятия и разработку его теоретических основ. Более того, его фундаментальная идея, суть которой в том, что восприятие есть некий результат интерпретации сенсорного сигнала, в настоящее время чрезвычайно популярна у психологов, особенно у тех из них, кто изучает пространственное восприятие. Усовершенствованию конструктивистского подхода способствовали работы многих ученых, однако наиболее заметную роль в этом сыграли исследования Ирвина Рока (Rock, 1986, 1995), Джулиана Хохберга (Hochberg,1981, 1988) и Ричарда Л. Грегори (Gregory, 1974, 1990).

Экологический подход

Весьма оригинальный подход к восприятию разработан Джеймсом Дж. Гибсоном (1904–1979). Он предположил, что внутренние мыслительные процессы играют в нем либо незначительную роль, либо вовсе в нем не участвуют. Основой его подхода является мысль о том, что, перемещаясь в окружающем мире, наблюдатель *непосредственно* усваивает информацию, необходимую для эффективного адаптивного восприятия. В соответствии с его представлениями сигнал, который посылает внешний мир, — информация, поступающая в виде зрительного образа, — содержит все необходимые сведения, вполне достаточные для непосредственного восприятия физического мира, поэтому нет необходимости ни в каком-либо посредничестве, ни в его дополнительной обработке. По мнению Гибсона, изменения визуальной текстуры поверхностей являются важным источником пространственной информации. Как правило, предметы, лежащие на уходящей вдаль поверхности, воспринимаются нами как трехмерные. Получение непосредственной пространственной информации является результатом проецирования на сетчатку зернистых, или текстурированных, поверхностей. По мере того как расстояние между наблюдателем и поверхностью увеличивается, создается впечатление, что элементы, образующие текстуру поверхности, уменьшаются и все вместе формируют более плотную, гладкую поверхность. Напротив, при уменьшении расстояния между наблюдателем и поверхностью образующие ее элементы начинают казаться более крупными, а сама поверхность более грубой (рис. 1.5). Постепенное изменение текстуры поверхности в зависимости от расстояния называется **градиентом текстуры.**

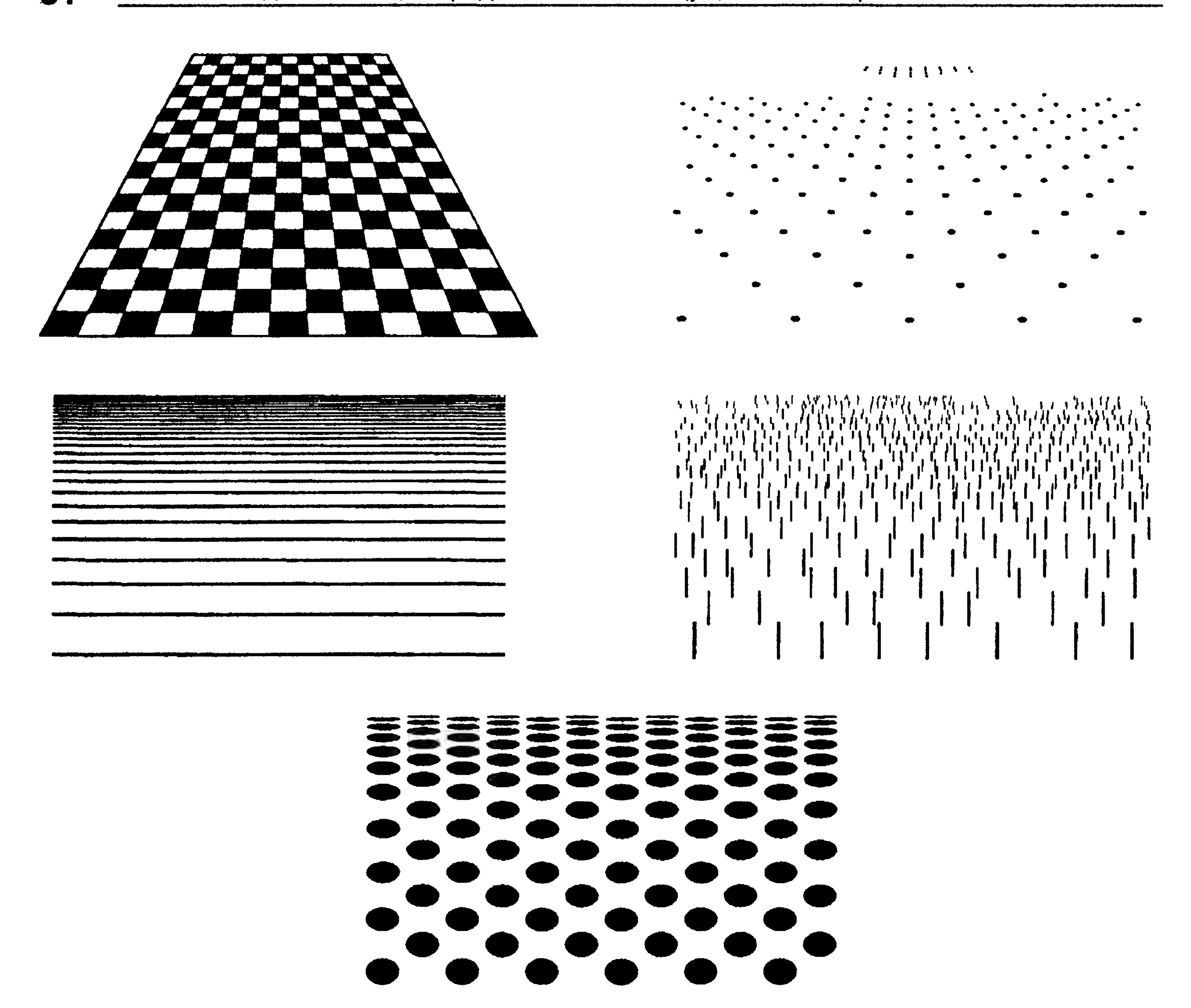


Рис. 1.5. Пространственная информация, получаемая от текстурированной поверхности

Постепенное изменение плотности текстуры, являющееся следствием определенного расположения элементов, производит впечатление уходящей в бесконечность плоскости Если бы вам пришлось рассматривать реальные поверхности, изображенные на этом рисунке, визуальные проекции их текстуры показались бы грубыми вблизи, а по мере удаления от них становились бы все тоньше и однороднее Постепенное изменение текстуры поверхности в зависимости от расстояния называется *градиентом текстуры*

Вторым источником непосредственной информации, касающейся пространственного восприятия, является способ восприятия изображения глазами в тот момент, когда наблюдатель или объекты меняют свое положение в пространстве или приходят в движение Характер изменений в изображениях, перемещающихся перед глазами, создает немедленное, непосредственное впечатление о пространственном расположении объектов относительно наблюдателя, и не требуется ни обработки информации, ни анализа сигналов о глубине или расстоянии

Сравним эту точку зрения с конструктивистским подходом, в соответствии с которым восприятие — это результат обработки информации Различие между этими двумя трактовками может быть проиллюстрировано рис 1 6, на котором изображены одинаковые диски, в перспективе кажущиеся разновеликими

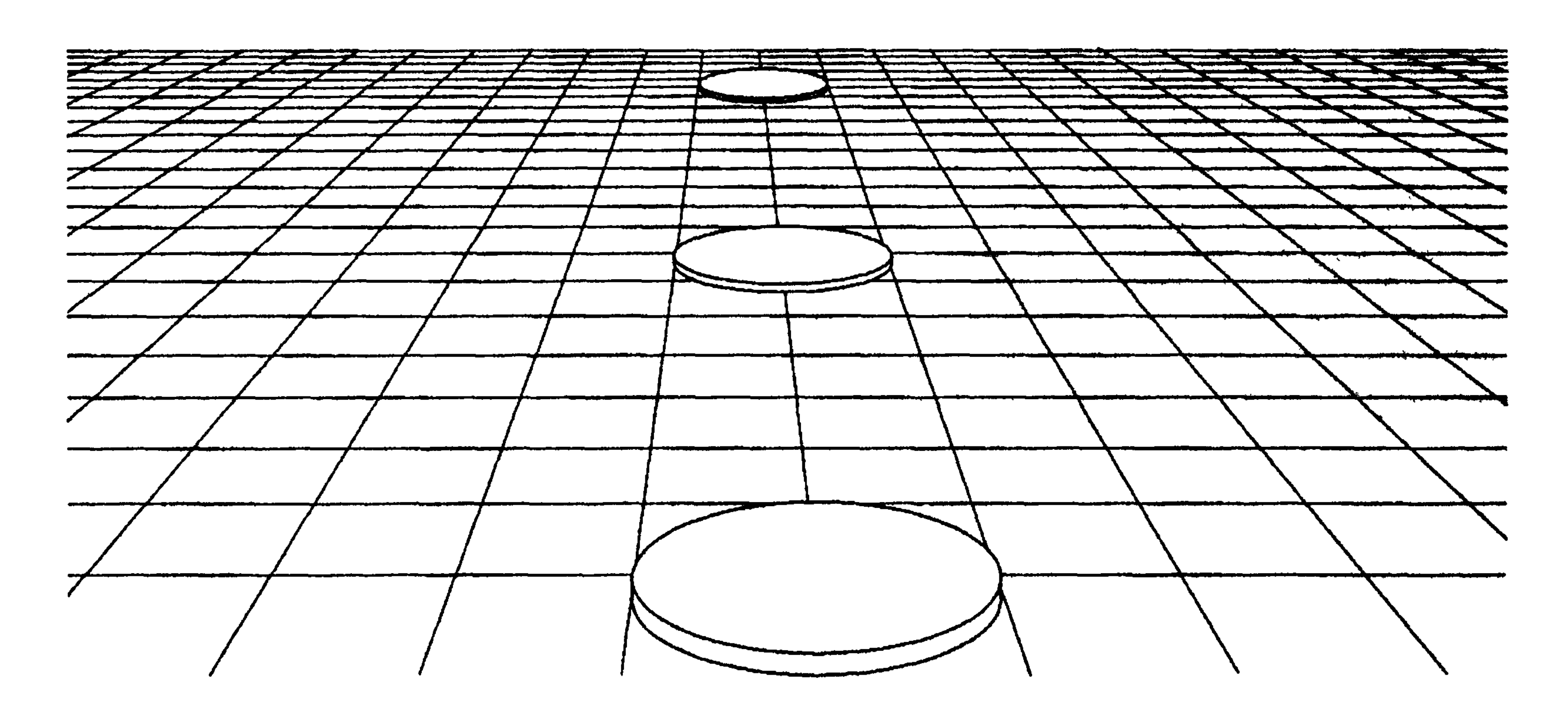


Рис. 1.6. Равновеликие диски, расположенные на текстурированной поверхности и в перспективе кажущиеся разновеликими Несмотря на то что образы на сетчатке более удаленных от глаз дисков меньше, в соответствии с непосредственным восприятием последние кажутся примерно равными, поскольку все они занимают одинаковое количество текстурных единиц

В соответствии с конструктивистским подходом это происходит потому, что верхний диск кажется более удаленным и наше восприятие его размера учитывает и этот признак удаленности. Иными словами, мы мысленно компенсируем разницу в расстоянии. В соответствии же с подходом, основанным на непосредственном восприятии, напротив, не требуется никакой подобной компенсации расстояния, поскольку сам рисунок дает достаточно информации, для того чтобы воспринять размеры дисков непосредственно, без всяких дополнительных данных о расстоянии. Каждый диск занимает примерно четыре текстурные единицы на хорошо видной поверхности. Следовательно, при естественном восприятии мира то обстоятельство, что диски занимают равные площади, указывает на то, что они равны по величине. Экологический подход Гибсона (название связано с тем, что данный подход исходит из адаптивной связи воспринимающего организма с окружающей его средой) еще раз подтверждает принципиально важную мысль о том, что восприятие является естественным процессом, сформировавшимся в результате эволюции для связи с реальным миром. Следовательно, изучение восприятия должно быть прежде всего направлено на естественные сигналы, которые типичный наблюдатель получает из окружающего его мира.

Информационный подход

Информационный подход связан с именем Дэвида Марра (1945–1980) и изложен в его монографии «Зрение», опубликованной уже после смерти автора (Marr, 1982). (См. также: *Марр Д.* Зрение. Информационный подход к изучению представления и обработки зрительных образов. М.: Радио и связь, 1987. — *Примеч. ред.*) Информационный подход основан на точном анализе визуального восприятия, ориентированном на применение математики и базирующемся преимущественно на компьютерных имитациях и искусственном интеллекте. В этом подходе развивалась

основная идея Гибсона, заключающаяся в том, что окружающая среда снабжает всей информацией, необходимой для восприятия, но также предполагалось, что восприятие таких характеристик, как форма или очертания, требует от наблюдателя некоего дополнительного действия в виде решения проблемы или обработки информации, передаваемой сигналом извне, а именно извлечения из зрительного образа предмета в символической форме некоторых его черт, например линий, краев, границ, контуров, движения и других признаков. В соответствии с информационным подходом подобная информация обрабатывается и трансформируется — «пересчитывается» — в интернальные представления, отображающие изменения в затененности, освещенности и в других более тонких особенностях текстуры поверхности во многом точно так же, как компьютерная программа позволяет машине интерпретировать отобранную сенсорную информацию и принимать решения, касающиеся отличительных признаков предметов, например формы или очертаний.

Информационный подход является сравнительно недавним достижением науки, и его влияние не столь велико, как влияние других подходов. Возможно, это связано с тем, что многие идеи и механизмы, привлекаемые для объяснения такого явления, как восприятие, сложны и требуют не только знания психологии, но и других наук. Однако это новаторский подход, и он может оказаться плодотворным для установления связей между ощущением и восприятием, с одной стороны, и искусственным интеллектом и теорией информации — с другой.

Нейрофизиологический подход

Нейрофизиологический подход исходит их того, что такие явления, как ощущение и восприятие, лучше всего объясняются известными нейронными и физиологическими механизмами функционирования сенсорных систем. Сторонники этого подхода придерживаются взглядов, отчасти напоминающих основные идеи редукционизма, в соответствии с которыми понимание разнообразных, безусловно сложных форм поведения возможно только при изучении лежащих в их основе биологических процессов (некая реминисценция структурализма, но в данном случае сведенная к физиологическим механизмам). Одним из наиболее ярких приверженцев идеи о том, что восприятие (так же, как и связанное с ним, но более неуловимое *сознание*) может быть понято только с позиций нейрофизиологии, является биохимик-теоретик, лауреат Нобелевской премии Френсис Крик, установивший структуру ДНК (в соавторстве с Джеймсом Уотсоном). Он весьма красноречиво изложил свою точку зрения в книге « Поразительная гипотеза» (Crick, 1994).

Часть аргументов в пользу этого подхода базируется на том, что все аспекты поведения основаны на нейронных и физиологических механизмах и пронизаны ими. Более важной, однако, является мысль о том, что структуры и процессы сенсорной системы анализируют входящие сенсорные сигналы (как правило, ослабленные и искаженные), за счет чего и снабжают нас информацией об окружающем мире. Как будет ясно из последующего изложения, аналитические механизмы на нейронном уровне позволяют нам выявлять специфические особенности среды обитания и происходящих в ней событий. Например, нервные клетки разных элементов зрительной системы так же, как и сам мозг, способны избирательно и точно реагировать на специфические признаки предметов — форму, длину, цвет, расположение

в пространстве и т. д. (см.: Hubel & Wiesel, 1962, 1968). Определенные нервные клетки мозга обезьяны активируются только под влиянием сложной комбинации раздражителей, например под влиянием лица в профиль или руки, вытянутой в определенном направлении (Desimone et al., 1984; Gross, Rocha-Miranda & Bender, 1972). Иными словами, некоторые нейронные механизмы зрительной системы извлекают когерентные черты из относительно размытого зрительного образа.

Другим примером является то, что знание сложной нейронной структуры глаза позволяет понять как необыкновенную остроту нашего зрения при ярком свете и способность различать цвета, так и впечатляющую способность видеть при плохом освещении. Как мы увидим при обсуждении зрения, эти разные зрительные функции обеспечиваются разного рода фоторецепторами внутри глаза и их нейронными связями.

Этот подход вполне обоснован, поскольку наше понимание сенсорной системы выводится преимущественно из нейрофизиологических механизмов. Нейрофизиологические механизмы играют решающую роль в объяснении явлений на сенсорном уровне. Ни один психолог-экспериментатор не поставит под сомнение тот факт, что открытия нейрофизиологии внесли значительный вклад в решение фундаментальных проблем ощущения и восприятия. При изучении ощущения и восприятия нейрофизиология неизменно играет значительную роль. (В последнем разделе этой главы мы постараемся изложить или повторить некоторые из ее базовых понятий.) Однако одних нейрофизиологических механизмов недостаточно для объяснения огромной разницы, существующей, скажем, между действием раздражителя на глаз и возникающим в результате этого сознательным восприятием. Большинство психологов-экспериментаторов далеки от мысли свести *все аспекты* ощущения и восприятия к биологическим или нейрофизиологическим механизмам, ибо это не соответствует стоящим перед ними целям и задачам.

Когнитивная нейрология

Когнитивная нейрология, изучающая на нейронном уровне обеспечение мозгом таких сложных форм человеческой деятельности, как мышление и восприятие, — междисциплинарная область науки, которая возникла на базе экспериментальной и когнитивной психологии, нейрологии и информатики. Когнитивная нейрология исходит из того, что высшие процессы познания и восприятия представляют собой результат взаимодействия простых мыслительных процессов, каждый из которых, в свою очередь, является следствием нейронной активности той или иной части мозга. Именно поэтому изучение активности взаимосвязанных нервных окончаний, расположенных в разных отделах мозга (а нейрология занимается именно этим), может способствовать лучшему пониманию сложных познавательных процессов. Основная задача когнитивной нейрологии — объяснить с помощью своих экспериментальных методов роль этих нервных окончаний в таком процессе, как восприятие.

Этот подход тесно связан с общим нейрофизиологическим подходом, но когнитивная нейрофизиология сосредоточена преимущественно на механизмах функционирования мозга вообще и на взаимодействии отделов мозга, участвующих в различных когнитивных процессах в частности. Основой этого направления является широкое использование различных методов, наглядно представляющих, или

визуализирующих, деятельность различных участков мозга в то время, когда они проявляют специфическую когнитивно-перцептивную активность, т. е. методов, позволяющих наблюдать за работающим мозгом.

Методы визуализации мозга. Разработка методов визуализации мозга началась в 70-х гг. XX в., и к настоящему времени создано несколько методов, позволяющих судить о работе мозга в момент выполнения человеком различных когнитивно-перцептивных заданий (Posner & Raichle, 1994). Мы кратко остановимся на двух из них — позитронно-эмиссионной томографии и функциональной магнито-резонансной томографии.

Позитронно-эмиссионная томография (ПЭТ) используется для получения точной информации об очаге мозговой активности в ходе выполнения когнитивных заданий. Когда отдел мозга активен, он потребляет больше энергии (например, глюкозы — основного метаболического «топлива» для мозга). В соответствии с одним из вариантов ПЭТ радиоактивный глюкозоподобный раствор вводится в кровь испытуемого и быстро поглощается метаболически активными (потребляющими энергию) нейронами. В ходе этого процесса из раствора выделяются элементарные, положительно заряженные частицы, называемые позитронами, которые быстро разрушаются с выделением энергии в виде гамма-лучей. Существует положительная корреляция между интенсивностью гамма-излучения и степенью активности нейронов в данном отделе мозга. Иными словами, более метаболически активным участкам мозга соответствует более интенсивное гамма-излучение, поскольку эти участки поглощают больше глюкозы. Используя специально разработанную программу, компьютер определяет интенсивность гамма-излучения и строит трехмерную цветную диаграмму активности мозга, называемую *томограммой.* Короче говоря, ПЭТ дает образ нейронной активности — «метаболическую карту» — мозга в тот момент, когда происходят такие мыслительные процессы, как обработка сенсорных сигналов.

Функциональная магнито-резонансная томография (ФМРТ) — метод, не предполагающий никакого вмешательства в организм испытуемого и дающий более подробную информацию, нежели ПЭТ; с его помощью можно оценить нейронную активность участков мозга, диаметр которых не превышает доли миллиметра. Более того, ФМРТ является чрезвычайно информативным методом изучения мозга, поскольку одна и та же томограмма одновременно является и весьма подробной трехмерной томограммой обоих полушарий, и дает информацию о нейронной активности, т. е. демонстрирует анатомию *активного* мозга. Хотя технические радиологические детали ФМРТ доступны лишь специалистам, представление о сущности этого метода можно составить на основании некоторых взаимосвязей. Как уже было сказано при описании ПЭТ, увеличение когнитивно-перцептивной активности сопровождается повышением нейронной активности (а также увеличением скорости циркуляции крови и содержания в нем кислорода). ФМРТ основана на зависимости магнитных свойств гемоглобина крови (компонента красных кровяных шариков) от концентрации кислорода в крови; следствием этой зависимости является корреляция интенсивности магнитного сигнала от нейронной активности (Martin, 1998). ФМРТ дает томограмму, на которой фиксируются мельчайшие изменения концентрации кислорода в крови, обусловленные изменениями нейрон-

ной (и психической) активности, и по которой составляется подробная анатомическая карта активности мозга. Не вдаваясь в детали, можно сказать, что изменение концентрации кислорода в крови, являющейся функцией нейронной активности, приводит к изменению магнитного сигнала, отражающего как структуру, так и нейронную активность данных участков мозга.

Описанные ниже эксперименты с использованием ФМРТ иллюстрируют прикладное значение когнитивной нейрологии для изучения восприятия. Слушая говорящего человека, мы, как правило, видим его лицо и губы, однако мы не всегда отдаем себе отчет в том, какую именно роль играют эти визуальные сигналы в восприятии устной речи. На самом деле вполне логично предположить, что восприятие разговорной речи представляет собой исключительно слуховой процесс. Так и есть: речь не видят, а слышат. Однако если человек видит лицо своего собеседника, особенно, когда кругом шумят, возможность видеть движения его губ (т. е. читать по губам) может существенно улучшить восприятие им устной речи (Summerfield, 1992). Тот факт, что возможность видеть губы говорящего облегчает восприятие речи, ставит перед когнитивной нейрологией следующий вопрос: верно ли, что в ситуации, когда мы воспринимаем речь только по мимике говорящего (т. е. когда мы не слышим его), восприятие речи облегчается за счет того, что в этом процессе участвует и тот участок мозга, который в естественных ситуациях участвует в обработке звуковых сигналов? Иными словами, будет ли одно лишь наблюдение за мимикой говорящего активировать и зрительные, и слуховые участки мозга или только первые?

ФМРТ использовалась для оценки нейронной активности участка мозга, обрабатывающего аудиальную информацию, в то время когда испытуемым демонстрировали видеофильм, запечатлевший человека, беззвучно произносившего числительные (например, «75», «43») со скоростью два числительных в секунду. Без какого бы то ни было звукового стимулирования, одна лишь мимика, обычно сопровождающая речь, активирует участки мозга, связанные с обработкой звуковой информации. Это значит, что восприятие только визуальных признаков речи (т. е. определенной мимики) активирует те участки мозга, которые обычно активируются в процессе восприятия устной речи. Следовательно, не исключено, что в ситуации, когда есть возможность и слышать собеседника, и видеть движения его губ, информация от двух сенсорных модальностей — аудиальной и визуальной — интегрируется неким общим трактом. Этот пример из когнитивной нейрофизиологии доказывает не только взаимодействие разных отделов мозга между собой, что делает возможным протекание сложных перцептивных процессов, но и то, что эти сложные перцептивные процессы могут включать совместную (одновременную) обработку нервных сигналов от разных сенсорных рецепторов. (Мы вернемся к связи между чтением по губам и речью, произносимой вслух, в главе 14.)

Взгляд с позиции физиологии: нейронные связи

В этом последнем разделе мы расскажем об основных понятиях нейрофизиологии, поскольку в дальнейшем изложении мы либо будем пользоваться терминами этой науки, либо обращаться к ним как к необсуждаемым постулатам. Мы не ставим

перед собой цель подробно осветить работу нервной системы, скорее наша задача заключается в том, чтобы дать общее, сжатое и емкое представление о роли нейронной активности в сенсорных системах

Нейрон

Базовыми элементами нервной системы, основными обработчиками и передатчиками информации в человеческом организме являются **нейроны** (или *нервные клетки*). Нервная система человека состоит примерно из 100 миллиардов нервных клеток (Thompson, 1985). Каждый нейрон представляет собой отдельную клетку и является базовой коммуникационной единицей нервной системы (рис. 1.7).

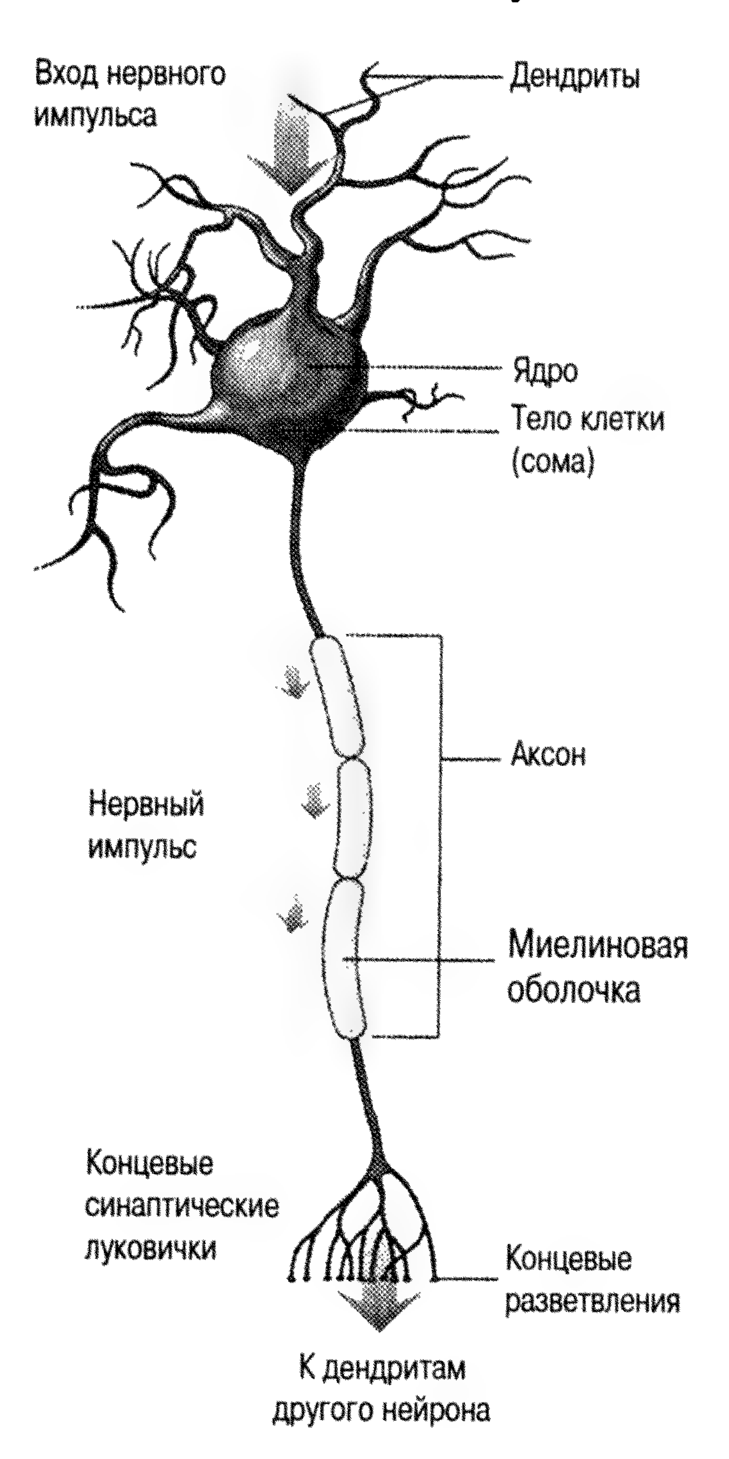


Рис. 1.7. Основные элементы нейрона

Как правило, нервный импульс продвигается от дендритов и тела клетки к аксону (нейриту) до тех пор, пока не достигнет концевых синаптических луковичек В этом месте нервный импульс встречается с дендритами другого нейрона, и его движение продолжается (как схематически показано на рис 1.8)

Известны нейроны разных типов, и каждый из них предназначен для выполнения специфической нейронной функции Некоторые нейроны играют роль рецепторных клеток органов чувств, воспринимающих извне определенные виды энергии, например свет, давление или химическую энергию. Эти нейроны трансдуцируют, или преобразуют, поглощенную ими энергию в нервные импульсы, направляемые затем другим нейронам, являющимся элементами нервной системы. Иными словами, **трансдукция** — это превращение физической энергии в нейронную форму стимулирования, осуществляемое специализированными органами чувств *Сенсорные нейроны* передают информацию от сенсорных рецепторов мозгу, *мотонейроны* — от мозга мышцам, а *интернейроны* осуществляют обмен информацией между нейронами

Большинство нейронов независимо от их функции состоят из отдельной клетки, имеющей три отличные друг от друга части: 1) *тело клетки*, или *сома*, содержащее ядро клетки, которое регулирует химическую активность нейрона, а также принимает и сохраняет получаемую им информацию; 2) отходящие от тела клетки, разветвленные структуры, называемые **дендритами** (от греческого слова *dendron*, что означает «дерево»), которые принимают информацию от других клеток и осуществляют связь с ними и 3) **аксоны** — тонкие длинные волокна, по которым информация поступает от сомы к другим нейронам

Как правило, аксоны передают информацию от нейрона, при этом они либо направляют ее соседним нейронам, либо — мышце или железе́, «приказывая» им совершить то или иное действие. Длина большинства аксонов не превышает 0,1 мм, однако некоторые аксоны нервной системы взрослого человека достигают метровой длины. Обычно аксоны связаны с дендритами других нервных клеток и передают им импульсы, т. е. аксон — элемент коммуникационной системы нейрона, передающий за пределы клетки информацию в виде нервного импульса, а дендриты «доставляют» информацию внутрь, в тело нервной клетки. Аксоны многих нейронов покрыты слоем **миелина** — белково-жирового комплекса, образованного защитными и питательнымии (глиальными клеткам) и создающего изолирующую оболочку вокруг аксона. Благодаря этой оболочке скорость прохождения нервного импульса по нейрону значительно увеличивается.

Разветвленный конец аксона имеет древовидную форму, и каждая ветвь этого «дерева» заканчивается **концевой синаптической луковичкой.** Это место соединения аксона с дендритом другой нервной клетки.

Нейронная передача

В основе всех сенсорных процессов — зрения, слуха, осязания и других — лежит передача информации. Информация в виде нервных импульсов передается по нейронам в результате сложного взаимодействия электрических и химических зарядов. Нервный импульс возникает в результате изменения концентрации положительно заряженных *ионов* натрия (Na^+) и калия (K^+) внутри и снаружи нейрона. (Положительно заряженные ионы, такие как ионы калия и натрия, называются *катионами.*) Для неактивного, или нестимулированного, нейрона характерны разные концентрации ионов внутри и снаружи, вне клеточной мембраны, причем концентрация отрицательно заряженных ионов снаружи несколько выше, чем внутри. Результатом подобного неравенства концентраций является возникновение незначительной разности потенциаов на мембране клетки. Как правило, электрический заряд внутри нервной клетки человека отличается от внешнего заряда примерно на –70 мВ (милливольт равен одной тысячной вольта). Этот потенциал *неактивного* нейрона называется **потенциалом покоя** (или мембранным потенциалом).

Когда на нейрон воздействует раздражитель или аксон другого нейрона и внутри нейрона возникает избыточный по сравнению со средой положительный заряд, потенциал покоя изменяется за доли секунды. Результатом этого быстротечного процесса является электрический заряд, который с большой скоростью перемещается по аксону нервной клетки, после чего потенциал возвращается в исходное состояние. Быстрое изменение электрического заряда — первая стадия возбуждения нейрона и передачи информации (с помощью аксона) внутри нервной системы. Подобный механизм характерен для всех сенсорных систем.

Потенциалы действия. Нервные клетки не обязательно воспринимают и передают импульсы соседним нейронам всякий раз, когда они генерируют электрический заряд или когда на них воздействует раздражитель. Возникновение в нейроне потенциала действия и передача импульса возможны лишь тогда, когда достигнут определенный минимальный уровень его стимулирования. Этот минимальный уровень стимулирования, необходимый для возбуждения нейрона, называется ней-

ронным порогом. (Пороги восприятия таких раздражителей, как, например, свет, будут рассмотрены в главе 2.) Следовательно, если внутри нервной клетки накапливается электрический заряд, превышающий нейронный порог, электрическое состояние нейрона быстро изменяется — заряд сохраняется в течение 1 мс (миллисекунда равна одной тысячной секунды). Это изменение называется **потенциалом действия** (а также **пиковым, или спайковым,** потенциалом, или просто **спайком** (от английского слова *spike*, что означает острый выступ, шип. — *Примеч. пер.*), поскольку в определенный момент электрический заряд нейрона быстро достигает пика, а затем столь же быстро падает.

Потенциалы действия подчиняются **принципу «все или ничего»**: когда электрический заряд достигает нейронного порога, возникает потенциал действия и посылается импульс. С другой стороны, если общий электрический заряд падает ниже критического значения нейронного порога, потенциал действия не возникает. Иными словами, нейрон или генерирует потенциал действия, или нет, а это и означает, что он функционирует по принципу «все или ничего».

Величина, или интенсивность, потенциала действия не зависит от интенсивности раздражителя, т. е. является постоянной величиной. Однако нам прекрасно известно из собственного опыта, что по своей интенсивности раздражители весьма существенно отличаются друг от друга — они могут быть как весьма сильными, так и едва уловимыми. Каким же образом возникновение потенциала действия, подчиняющегося принципу «все или ничего», отражает интенсивность физического раздражителя? Влияние интенсивности раздражителя проявляется в *количестве* потенциалов действия и во *временнóм* интервале между ними, т. е. в *частоте импульсов* потенциала действия. Чем сильнее раздражитель, тем выше частота импульсов потенциалов действия. Следовательно, разница между сенсорным воздействием ручного фонарика и вспышкой фотоаппарата — это вопрос частоты импульсов потенциалов действия, а не продолжительности или величины последних (Kandel, Schwartz & Jessell, 1995, p. 35).

Адаптация. *Продолжительность* ощущения зависит от времени генерирования потенциалов действия. В определенном смысле чем продолжительнее этот период, тем дольше сохраняется соответствующее ощущение. Однако при слишком продолжительном времени воздействия сенсорные рецепторы становятся менее чувствительными и скорость возникновения потенциалов действия уменьшается. В результате снижается и интенсивность ощущения. Подобное уменьшение чувствительности, наступающее вследствие продолжительного воздействия постоянного по интенсивности раздражителя, называется **адаптацией,** и, как будет ясно из дальнейшего изложения, она представляет собой явление, общее для всех сенсорных модальностей. С течением времени ощущение от постоянно воздействующего раздражителя может не только уменьшиться, но и совсем исчезнуть. Так, если долго находиться в помещении, в котором постоянно слышен какой-то шум (например, жужжит кондиционер или гудит старая, отслужившая свой век лампа дневного света), звук сперва начинает казаться менее громким, а в конце концов его и вовсе перестаешь замечать. Наряду с продолжительностью интервалов между потенциалами действия и интенсивностью стимулов определенную роль игра-

ет также и то, что более слабые стимулы перестают восприниматься быстрее, чем сильные.

К адаптации способны все сенсорные модальности, хотя к таким ощущениям, как тактильные (чувствует ли ваше тело прикосновение одежды, а запястье — давление, оказываемое ремешком от часов?) и запах, адаптация наступает относительно быстро, в то время как к другим, например к боли, привыкнуть гораздо труднее, если вообще возможно. Хотя адаптация, как правило, свидетельствует о снижении чувствительности, она одновременно приносит и немалую пользу. Снижая наше восприятие неизменного раздражителя (который с течением времени не только может лишиться информативности, но и начать отвлекать), адаптация помогает нам прежде всего воспринимать те сигналы, которые свидетельствуют о *переменах* в окружающем мире. Как будет показано ниже, наша сенсорная система не только способна к адаптации, но и исключительно чувствительна к смене сигналов.

Рефрактерный период. Потенциалы действия ограничены во времени. После возникновения одного потенциала действия второй может возникнуть не ранее чем через 1 мс. Этот короткий промежуток времени, когда нейрон неактивен, называется **рефрактерным** периодом. Следовательно, рефрактерный период ограничивает максимальную частоту возникновения импульсов 1000 потенциалами действия в секунду или менее. Когда речь идет о нервном возбуждении, это обстоятельство важно и с теоретической, и с практической точки зрения, ибо именно оно прежде всего определяет «пропускную способность» сенсорной системы. Другими словами, благодаря рефрактерному периоду скорость, с которой нервная система пропускает нейронные спайки, не может превышать 1000 спайков в секунду.

Скорость нейронной трансмиссии. У млекопитающих нейронный импульс, или потенциал действия, перемещается по демиелинизированному аксону за 2–3 мс. Однако, как отмечалось выше, в аксонах с миелиновой оболочкой, играющей роль электроизолятора, скорость прохождения потенциалов действия значительно возрастает. В миелинизированных аксонах потенциал действия может перемещаться со скоростью, превышающей 100 м/с. У человека миелинизирование аксонов завершается примерно к 12-летнему возрасту, и это отчасти является причиной того, что дети не могут учиться или реагировать столь же быстро или действовать столь же целеустремленно, как взрослые. Их нервная система не может обрабатывать информацию со скоростью, необходимой для выполнения некоторых задач, особенно тех, которые требуют комплексного подхода. Такие заболевания, как рассеянный склероз, разрушают миелиновую оболочку, что приводит к уменьшению скорости передачи потенциалов действия и возможной потере сенсорно-моторной координации, для которой требуется интеграция нервной системы.

Синаптические связи. Вся сенсорная и моторная активность человека координируется совместными действиями миллиардов нервных клеток. Как они взаимодействуют друг с другом? В этом разделе мы рассмотрим, как сигнал, или информация, передается от одного нейрона к другому.

Возникая, потенциал действия создает импульс, который распространяется вдоль нейронной мембраны и далее продвигается по аксону до концевой синаптической луковички (рис.1.7). Передача импульса от аксона одной нервной клетки (передающего, или *пресинаптического* нейрона) к дендриту другой нервной клет-

ки (принимающего, или *постсинаптического* нейрона) происходит химическим путем. Область контакта нейронов называется **синапсом** (от греческого слова *synapsis*, что означает «соединение»). На рис. 1.8 представлен схематический вид синапса и *синаптической щели, или синаптического пространства,* микроскопического зазора между концевыми синаптическими луковичками пресинаптического нейрона и клеточной мембраной постсинаптического нейрона.

Когда потенциал действия доходит до конца аксона, до концевых синаптических луковичек, из крошечных пузырьков, или камер, называемых синаптическими пузырьками, выделяется микроскопическое количество содержащихся в них нейротрансмиттеров, которые заполняют синаптическую щель. **Нейротрансмиттерами** называются особые химические вещества, которые диффундируют в синаптическую щель и стимулируют прилегающий к нему постсинаптический нейрон.

Нейротрансмиттеры. Нейротрансмиттеры, высвобождаемые в синапсе, либо возбуждают, либо тормозят активность постсинаптического нейрона. Когда потенциал действия запускает механизм возбуждающего синапса, происходит выделение трансмиттеров, возбуждающих нейрон, лежащий по ту сторону синаптического пространства. Напротив, если потенциал действия запускает тормозной синапс, выделяется такой нейротрансмиттер, который ингибирует противолежащий нейрон, в результате чего передача через него потенциала действия становится менее вероятной.

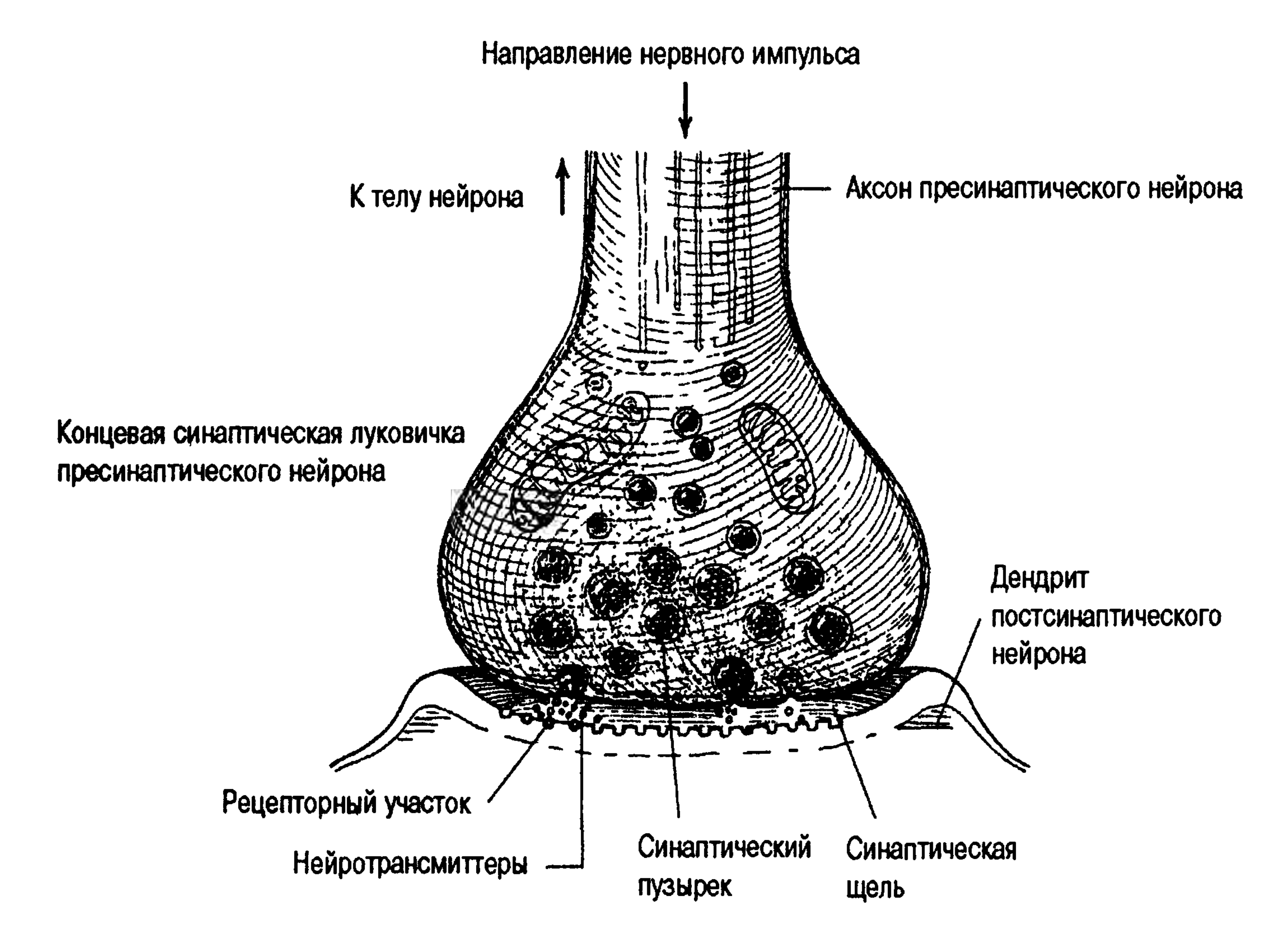


Рис. 1.8. Схематическое изображение нейронной трансмиссии в синапсе

Нервный импульс, проходящий по аксону, вызывает выделение нейротрансмиттеров из синаптических пузырьков концевых синаптических луковичек. Эти нейротрансмиттеры заполняют пространство между аксоном пресинаптического нейрона и дендритом принимающего, или постсинаптического, нейрона, «замыкая» электрическую цепь и обеспечивая тем самым прохождение нервного импульса

Одним из важных возбуждающих трансмиттеров является *ацетилхолин* (АХ), на который оказывают заметное влияние такие вещества, как кофеин и кокаин. (Вещества, усиливающие эффект специфического нейротрасмиттера, называются *агонистами*.) АХ найден в синапсах мозга, и доказано его участие в таких процессах, как память, внимание и пробуждение; он также вызывает скелетно-мускульную активность за счет действия на двигательные нервы, и это лишь некоторые из его функций. *Антагонистом*, веществом, ингибирующим АХ, является *кураре*, сильнодействующий яд, вызывающий паралич; кураре иногда используют аборигены Южной Америки, живущие в бассейне реки Амазонки. Он селективно блокирует действие АХ тем, что препятствует его проникновению в синапсы нейронов нервов и мышц, в результате чего наступает полный паралич. *Норепинефрин* (НЭ) — второй важный возбуждающий нейротрансмиттер, участвующий в процессе пробуждения и обеспечивающий готовность к действию. Хорошо известно, что кокаин и амфетамин, действуя как агонисты, продлевают действие НЭ, что еще более усиливает ярко выраженные стимулирующие психологические эффекты этих препаратов.

Основным ингибирующим нейротрансмиттером является *гамма-аминомасляная кислота* (ГАМК), которая тормозит возникновение потенциала действия в нейронах, помогая тем самым контролировать точность движений мышц. Без ингибирующего действия ГАМК нервные импульсы становятся менее точными, и мышечная активность становится хаотичной, дискоординированной и даже конвульсивной. Второй ингибирующий нейротрансмиттер, весьма релевантный любому обсуждению сенсорных процессов, — *эндорфин*, который блокирует нервные пути, проводящие боль. (К обсуждению эндорфина мы вернемся в главе 16, в которой речь пойдет о боли.) Такие широко известные вещества, как барбитураты и алкоголь, также играют роль антагонистов, ибо подавляют выделение трансмиттеров.

Измерение потенциала действия. Потенциалы действия, или спайки, нередко используются для непосредственных оценок сенсорной нейронной активности. Эти нейронно-электрические сигналы (потенциалы действия) генерируются отдельно взятыми нейронами; это и есть специфический сенсорный код, обеспечивающий функционирование нервной системы. Как правило, эти нейронные сигналы измеряются и регистрируются точными, чувствительными, приборами, способными улавливать и усиливать очень слабые электрические сигналы. Одним из этих инструментов является *микроэлектрод* — тонкая металлическая проволочка с кончиком, диаметр которого менее 1 мкм (микрон — тысячная миллиметра), которую в идеальном случае удается ввести или в сому нейрона, подающего сигнал, или в аксон. Электрическая активность нейрона измеряется с помощью вольтметра, и результат высвечивается на *осциллографе* — электронно-лучевом приборе для преобразования электрических сигналов в видимое графическое изображение, фиксирующем изменение электрического заряда нейрона во времени. Иными словами, экран осциллографа дает информацию о частоте импульсов потенциала действия, или ритмическую картину спайковых потенциалов. На рис. 1.9 представлены результаты трех таких экспериментов, в которых с помощью микроэлектрода определялась активность одного и того же нейрона, реагирующего по-разному в зависимости от интенсивности сжатия пальца. Эти осциллограммы нейронной активности свидетельствуют о том, что по мере увеличения давления на палец увеличивается частота импульсов потенциала действия и изменяется ощущение.

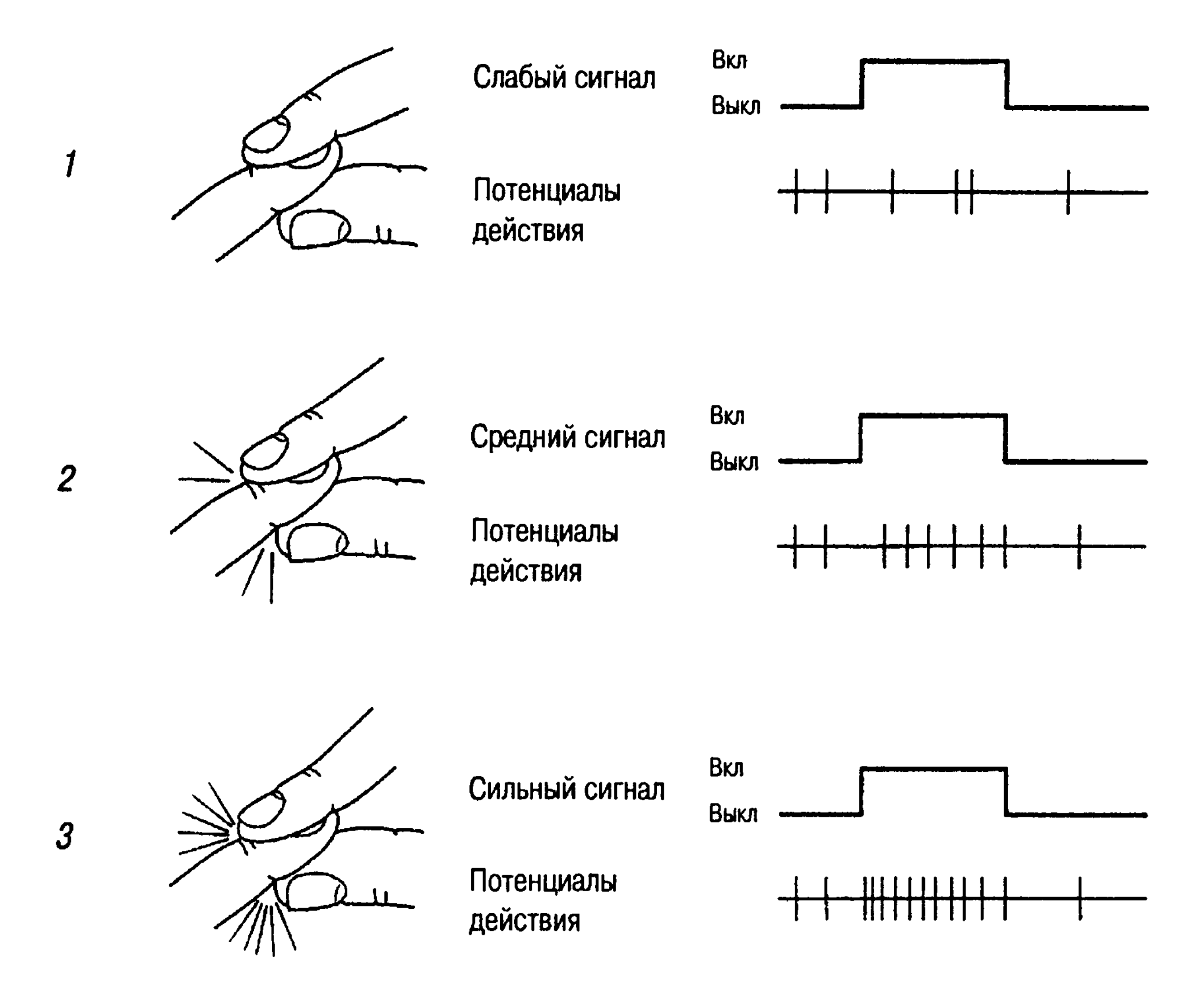


Рис. 1.9. Три записи нейронной активности – потенциалов действия, вызванных сжатием пальца испытуемого

Запись *1* соответствует легкому прикосновению к пальцу. Результатом такого прикосновения явилось слабое ощущение, и частота импульсов потенциала действия оказалась очень низкой. Запись *2* соответствует более сильному сжатию пальца, при этом испытуемый чувствует оказываемое на палец давление, и частота импульсов потенциала действия возрастает. Запись *3* соответствует еще более сильному сжатию, при этом ощущается сильное давление (а возможно, и боль), и частота импульсов потенциала действия сравнительно высока. Обратите внимание на то, что величина потенциалов действия (высота пиков на осциллограмме) одинакова для всех записей, но скорость их возникновения (число потенциалов действия за определенное время) изменяется в зависимости от интенсивности раздражителя. Следовательно, частота импульсов потенциалов действия отражает и интенсивность раздражителя, и силу ощущения. (*Источник*: Dember, Jenkins & Teyler, 1984)

Использование данных об активности единичных нейронов, полученных с помощью микроэлектрода, позволяет нам понять фундаментальные процессы, лежащие в основе функционирования нервной системы. Многие важные достижения сенсорной нейрофизиологии связаны именно с этим методом.

Сенсорно-нейронная передача и интеграция

С помощью синаптических связей единичный нейрон может быть связан с тысячами других нейронов. Поскольку человеческий мозг имеет, возможно, сто миллиардов нейронов, каждый из которых способен создать тысячи синаптических связей, общее количество синаптических связей в нервной системе равно по меньшей мере ста тысячам миллиардов (100 триллионам!). Основываясь на этих данных, Томпсон пришел к выводу, что «количество возможных разных синаптических соединений между нейронами мозга одного человека превышает общее число атом-

ных частиц, образующих исследованную Вселенную» (Tompson, 1985, p. 3). Складывается такое впечатление, что способность нейронов к созданию сложных связей друг с другом практически безгранична и что именно этим объясняется чрезвычайное разнообразие функций нервной системы и ее сенсорные возможности.

Чтобы быть информативными для организма, электрические сигналы из нейрона должны поступить в мозг, что и происходит благодаря нервам, трактам и ядрам центральной нервной системы. **Нерв** представляет собой пучок аксонов, образующих путь, по которому сигналы нейронов передаются от одного участка нервной системы другому. Наряду с сенсорными и моторными нейронами есть также и сенсорные и моторные нервы. *Сенсорные нервы*, называемые также *афферентными нервами* (от латинского слова *affere*, означающего «приносить»), передают сенсорную информацию головному и спинному мозгу, обеспечивая тем самым наш сенсорный опыт. *Двигательные*, или *эфферентные, нервы* (от латинского слова *effere*, что значит «выносить») передают информацию *из* головного и спинного мозга таким эфферентам, как мышцы и сухожилия.

Сенсорная информация предается нервами в *центральную нервную систему*, состоящую из спинного и головного мозга. Когда речь идет о центральной нервной системе, для обозначения путей передачи сигнала чаще, чем термин «нервы» используется термин *тракты.* Кроме того, в центральной нервной системе есть немало таких отделов, в которых синаптические связи образуются большими группами нейронов, называемых **ядрами**. Функция ядер — обработка, интеграция, трансформация и даже простейший анализ полученной сенсорной информации. Одним из важнейших ядер, в которых переключаются афферентные нервные пути, является **таламус**, расположенный в переднем мозге, ниже центра его полушарий. Он состоит из нескольких отделов, каждый из которых связан с определенной сенсорной модальностью. (Таким образом, таламус является подкорковым центром всех видов чувствительности. — *Примеч. ред.*) Сигналы, воспринятые аксонами нейронов, поступают в определенные отделы *коры головного мозга.* Кора головного мозга (от латинского слова *cortex*, что значит «кора дерева») представляет собой тонкую внешнюю оболочку полушарий мозга. Ее толщина не превышает 2 мм, но, будучи весьма извилистой, или складчатой, она занимает площадь, равную примерно 1,5 квадратных футов (от 1468 до 1670 см^2).

Те высокоспецифичные отделы мозга, которые связаны исключительно с определенными сенсорными модальностями, называются **первичными проекционными зонами (коры).** Как показано на рис. 1.10, основные проекционные зоны всех сенсорных систем лежат внутри определенных **долей** коры мозга. (*Долей* называется анатомически различимая зона коры мозга, выполняющая специфическую функцию.) Первичная проекционная, или принимающая, зона для слуха находится в **височной доле**; первичная проекционная зона для тактильных ощущений, которая также называется **соматосенсорной корой** — в **теменной доле**; первичная проекционная зона для зрения — в **затылочной доле**, называемой также **стриарной корой**, а отделом мозга, связанным с восприятием запахов, является **обонятельная луковица**, расположенная ниже височной доли, информация из которой проецируется на несколько отделов мозга.

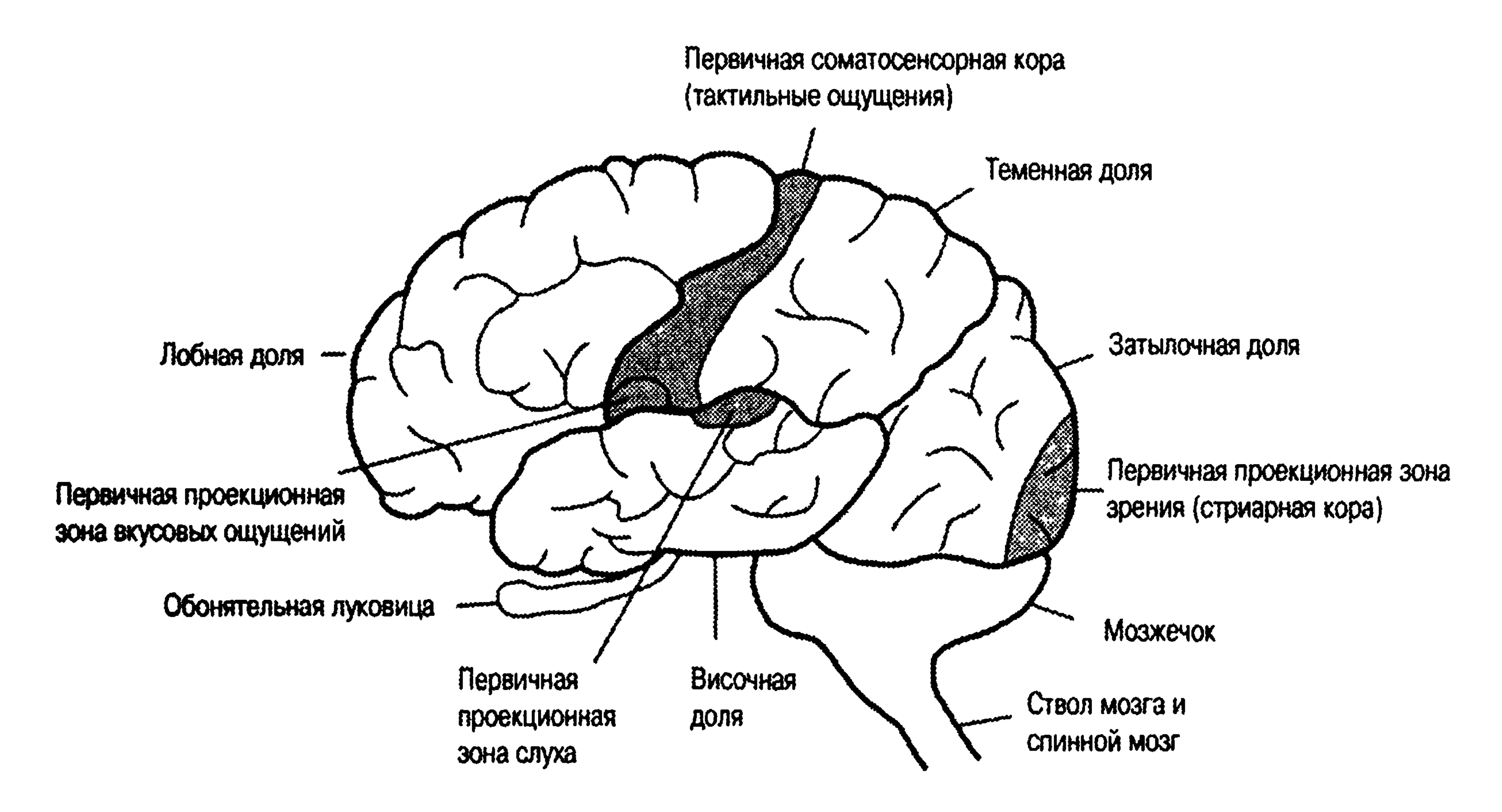


Рис. 1.10. Изображение левого полушария головного мозга

Показаны четыре основные доли (обведены жирными линиями) и первичные проекционные зоны (серый цвет) – специфические отделы мозга, обеспечивающие возможность слышать и видеть, а также испытывать тактильные ощущения и ощущать вкус. Зоной мозга, участвующей в восприятии запахов, является обонятельная луковица, расположенная ниже височной доли

Сенсорные рецепторы

Вплоть до этого момента в центре нашего внимания были фундаментальные сенсорно-нейронные структуры и их функции. Однако нас прежде всего интересует значительно более широкая проблема — функциональная связь между сигналами, поступающими из окружающего мира, и органами чувств, изначально вступающими с ними в контакт. Именно этот вопрос и будет рассмотрен в следующем подразделе.

Учение о специфических нервных энергиях. Аггрегации определенных рецепторных клеток формируют органы чувств, имеющие разное строение и выполняющие разные функции. Каждый орган чувств воспринимает из окружающего мира энергию определенного вида. Так, сенсорные рецепторы глаза реагируют на световую энергию; вкусовые почки реагируют на специфические особенности той или иной пищи, ухо воспринимает давление, возникающее вследствие вибрации воздуха, а поверхность кожи реагирует на термическое и механическое воздействие. Однако механическая энергия, например давление, может производить зрительные эффекты. Достаточно очень осторожно надавить пальцем на глазное яблоко, чтобы возникли определенные визуальные ощущения (называемые *фосфенами*). Явление, наблюдаемое тогда, когда глазные рецепторы реагируют на давление, иллюстрирует фундаментальный принцип ощущения: независимо от способа стимулирования рецептор позволяет пережить сенсорный опыт только одного вида. Иными словами, стимулированный нерв действует в соответствии со своей спецификой.

Представления о нейронной избирательности преимущественно связаны с именем Иоганнеса Мюллера, автора «Учения о специфических нервных энер-

гиях» (1826). По мнению Мюллера, ощущения, получаемые от звука, прикосновения или света, зависят от специализации нерва, а не от того, *как* происходит его стимуляция. Другими словами, в соответствии с представлениями Мюллера природа ощущений определяется не столько формой физической энергии, сколько спецификой нейронов, рецепторов и нервов, активируемых раздражителем.

Хотя каждый сенсорный рецептор чувствителен преимущественно к одному виду физической энергии, все сенсорные системы имеют общие средства передачи нейронных сигналов: все виды энергии, поступающие из окружающей среды и способные вызывать ощущения, трансформируются и кодируются в виде *электрохимических* сигналов. А это значит, что, поскольку нейронная коммуникация имеет биоэлектрическую природу, только электрическая энергия способна возбуждать элементы сенсорной системы.

Наконец, следует особо подчеркнуть, что именно в *мозге* нейронные сигналы, переданные нервами данного сенсорного рецептора, превращаются в сенсорный опыт. Каждое сенсорное нервное волокно имеет свой специфический нейронный путь и заканчивается в определенном участке мозга, чем и определяется — при его активации — специфический сенсорный опыт. Так, нейронные сигналы, полученные из уха и направленные в соответствующую зону височной доли мозга, позволяют нам слышать звуки; сигналы из глаза, переданные в соответствующую зону затылочной доли мозга, позволяют нам видеть предметы и т. д. Мы слышим и видим только тогда, когда сенсорно-нейронные сигналы достигают соответствующих участков коры головного мозга.

Эволюция, естественный отбор и сенсорные рецепторы

Благополучие биологических видов зависит от того, насколько хорошо они приспособлены к природной среде обитания. При этом важны несколько взаимосвязанных факторов. Животные способны выживать только в тех условиях, которые удовлетворяют все жизненно важные потребности, и только тогда, когда они сами имеют такие биологические особенности и такой поведенческий репертуар, которые позволяют им эффективно использовать доступные ресурсы. Более того, выживание видов зависит также и от их приспособляемости к изменениям природной среды их обитания. Короче говоря, чтобы быть жизнеспособными, виды должны *приспосабливаться* к той уникальной совокупности условий, которые им предлагает среда обитания. В данном контексте мы можем рассматривать приспособляемость как общую наследственную черту, которая сформировалась в ходе естественного отбора, ибо она способствовала выживанию видов в среде обитания. Следовательно, все виды обречены природой и эволюцией на то, чтобы выдерживать серьезные испытания, которые устраивает им природа.

Эта способность приспосабливаться сформировалась в результате постепенного процесса, зачастую не лишенного элементов случайности, проходившего на протяжении жизни многих поколений, и результатом этого процесса явилось успешное создание адаптационных механизмов и передача их по наследству потомкам. Это основа эволюционного принципа **естественного отбора.** В более доступном изложении эта мысль звучит так: в ходе эволюционной истории видов естественным образом отбирались (т. е. сохранялись) лишь те наследуемые признаки, кото-

рые благоприятствовали выживанию и репродукции, а те, которые не способствовали — исчезали. Именно таким образом *естественный отбор*, осуществлявшийся в течение жизни многих поколений, приводит к появлению видов, приспособленных к выживанию и репродукции в той конкретной экологической нише, которую они занимают.

Джордж Уэллс Бидл, генетик, лауреат Нобелевской премии в области медицины и психологии за 1958 г., остроумно объяснил эволюционный механизм естественного отбора, приведя следующую простую аналогию (Vogel, 1998, p. 22). Машинистка снова и снова перепечатывает одну и ту же страницу рукописи, и каждую напечатанную страницу проверяют — нет ли в ней ошибок. Если ошибок нет, страница становится образцом, с которого снимаются копии. Но если обнаруживается, что страница отличается от оригинала, ее, как правило, «дисквалифицируют»; исключение составляют случаи, когда есть основания считать, что внесенные машинисткой изменения действительно улучшили стиль и грамматику оригинала. Тогда «улучшенная» копия с положительной ошибкой становится новым стандартом для последующего перепечатывания. Изменения, внесенные эволюцией, делают то же самое. Естественный отбор механизмов адаптации к изменениям среды обитания — медленный и на первый взгляд неэффективный для данного конкретного вида процесс, но он также и имеет некоторые преимущества: как справедливо заметил Вольперт (Wolpert, 1999, p. 33), «эволюция весьма ленива; стоит ей выявить удачные способы заставить животных делать то что надо, как она начинает пускать их в ход на каждом шагу», тем самым обеспечивая видам выживание.

Изменение и адаптация рецептора. В этой книге мы неоднократно будем обращаться к широкой и имеющей большое прикладное значение теме эволюции (в связи с обсуждением разных вопросов). Для нас особенно важна идея, суть которой заключается в том, что эволюционные изменения, сохраненные благодаря естественному отбору, будучи переданными через бессчетное количество поколений, приводят к появлению таких способных к адаптации сенсорных систем, которые позволяют всем видам адекватно реагировать на те особенности окружающей среды, от которых зависит их выживание. Именно поэтому, рассказывая об ощущении и восприятии, мы не раз привлечем внимание читателей ко многим анатомическим формам, сенсорным механизмам и поведению, которые, без сомнения, являются результатами адаптации. Для получения информации и ресурсов все формы жизни должны взаимодействовать со своим окружением. У амебы, одноклеточного организма, нет специализированных рецепторов. Бóльшая часть оболочки амебы чувствительна к гравитации, свету, теплу, давлению или прикосновению. Однако у большинства многоклеточных организмов благодаря эволюции появились специальные рецепторные клетки и структуры. Все эти рецепторные клетки отвечают на стимулирование нейронной активностью. Обобщая, можно сказать, что специализированные сенсорные рецепторы образовались в результате эволюции для того, чтобы помочь видам выжить за счет избирательного реагирования на определенные формы энергии, той самой энергии, которая несет им жизненно важную информацию о среде их обитания.

Сенсорно-рецепторные структуры и механизмы могут быть поняты с точки зрения их функционального назначения; иными словами, речь идет о том, насколько сенсорные системы биологических видов соответствуют требованиям выживания

в конкретных естественных условиях. Например, летучая мышь обладает высокоразвитой специализированной анатомией органов слуха и способностью испускать и улавливать звуки в чрезвычайно широком диапазоне. Понять эти особенности нетрудно, если рассматривать летучую мышь в экологическом контексте. Летучие мыши наиболее активны по ночам и, как правило, живут в такой темноте, что фоторецепторы — светочувствительный механизм зрения — бесполезны. Однако в ходе успешной адаптации к их естественной среде обитания у летучих мышей благодаря эволюции сформировались уникальные сенсорные структуры и способность вести активный образ жизни в темное время суток. Точно так же специфические слуховые структуры и огромный диапазон издаваемых и принимаемых летучими мышами звуков могут быть оценены с точки зрения их выдающейся способности ориентироваться, на лету хватать добычу, прокладывать себе путь и огибать препятствия в полной темноте.

Вторым примером способности сенсорных систем к адаптации являются еноты, чьи лапы отличаются исключительной чувствительностью. Еноты пользуются лапами для поиска пищи, особенно в тех местах, где зрение и обоняние имеют лишь ограниченную ценность, например на мелководье. Более того, нередко можно видеть, как живущие в неволе еноты, прежде чем съесть пищу, мочат ее в воде. Хотя эту процедуру и прозвали «стиркой», скорее всего, именно благодаря ей кожа передних лап енотов стала мягкой и более чувствительной (Radinsky, 1976). Можно предположить, что повышенная чувствительность лап енота возникла в ходе эволюции как компенсация недостаточно развитых зрения и обоняния. В соответствии с подобной адаптацией участок мозга енота, получающего тактильную информацию от лап, необычно велик по сравнению с другими проекционными зонами коры (Welker & Campos, 1963).

Подобные необычные сенсорные адаптации свойственны не только низшим млекопитающим. Мадагаскарская руконожка (ай-ай) — ночное животное, отчасти напоминающее белку и живущее на относительно ограниченном участке побережья. Это животное — представитель того же вида, что и лемур, принадлежит к приматам (наряду с обезьянами, мартышками и человеком) и имеет уникальный набор сенсорных структур и механизмов, позволяющих ему вести ночной образ жизни (рис. 1.11).

Рис. 1.11. Мадагаскарская руконожка, примат, сенсорная система которого прекрасно приспособлена к ночному образу жизни (Alan D. Carey, Photo Researchers)

Задумайтесь над описанием, принадлежащим Натали Анжер (Angier, 1992, p. 6–10):

Она настолько энергична, что способна обстукать дерево и обнаружить в нем пустоты, указывающие на присутствие в них личинок жуков, которые она обожает. Затем она вгрызается в ствол четырьмя передними зубами, которые имеют форму резцов и которые в отличие от зубов других приматов растут на протяжении всей жизни руконожки. Конечно же, нельзя ничего не сказать и про экстраординарный средний палец ай-ай — длинный тонкий палец, который сгибается во всех направлениях, даже назад, доставая до предплечья. Этот палец — многоцелевой инструмент, который служит для деликатного простукивания ствола дерева, продырявливания скорлупы яиц и извлечения из них содержимого и молока — из кокосовых орехов.

Такая неординарная адаптация животных к удовлетворению требований, предъявляемых к ним средой обитания, является результатом как экономности, так и эффективности направляющих и формирующих сил естественного отбора. С другой стороны, сенсорные структуры способны адаптироваться и к *снижению* уровня требований окружающей среды, что подтверждается таким необычным примером:

Личинка пурпурной асцидии свободно плавает, ориентируясь с помощью глаз и ушей, находит пищу и избегает хищников. Взрослая особь сбрасывает хвост и прикрепляется к скале. В таком состоянии она проводит примерно два года, ведя растительный образ жизни. Ее глаза, уши, а затем и мозг — все вырождается и становится бесполезным (Alpern, Lawrence & Wolsk, 1967, p 1).

Однако, как правило, специализация сенсорных структур увеличивает объем информации, который может быть получен из окружающей среды. По мере увеличения функциональных потребностей видов возникает необходимость в большей чувствительности к разным видам энергии и в способности обнаруживать незначительную разницу между раздражителями. В ходе эволюции видов эта потребность нередко удовлетворяется за счет развития более специализированных сенсорных механизмов.

Выводы

В этой главе определены различные аспекты таких явлений, как ощущение и восприятие, и рассказано о некоторых достижениях и проблемах изучающего их раздела психологической науки. Традиционно ощущения трактуются как непосредственные, фундаментальные и прямые контакты (переживания), связанные с обнаружением и кодированием энергии физического мира, а восприятие— как результат таких психологических процессов, как осмысление этого кодирования и предшествующий опыт индивиидуума, которые предполагают упорядочение и интеграцию ощущений. Однако в реальной жизни трудно провести границу между ощущением и восприятием.

Мы также кратко изложили вопрос о роли ощущения и восприятия, обосновали необходимость изучения этих основополагающих проблем, а также представили обсуждение ощущения и восприятия в научно-историческом контексте. Рассмотрены различные более ранние и современные подходы: структурализм, гештальт-психология, конструктивистский подход, экологический подход Дж. Дж. Гибсона,

а также информационный, нейрофизиологический и когнитивно-нейрофизиологический подходы.

Заключительный раздел посвящен базовым (основополагающим) представлениям о нейронной коммуникации и функционировании нервной системы, необходимых для изучения ощущения и восприятия. Рассмотрены некоторые основные свойства нейронов и нейронной трансмиссии, и прежде всего роль потенциала действия и сенсорной адаптации, возникающей при продолжительном воздействии инвариантного (неизменного) раздражителя. Функциональные аспекты нейронной трансмиссии и вещества-трансмиттеры были описаны с учетом синаптических связей между нейронами.

Рассмотрена также взаимосвязь между нейронами, нервами, трактами и ядрами и связь между сенсорными рецепторами и специфическими отделами мозга — первичными проекционными зонами коры. Обсуждена сенсорная рецепция, а специфическая связь между сенсорными рецепторами и внешними раздражителями раскрыта в контексте учения Мюллера о специфических нервных энергиях и учения об эволюции и естественном отборе Подчеркнута адаптивная способность сенсорных рецепторов и приведены соответствующие примеры.

Ключевые слова

Адаптация
Аксоны
Височная доля
Восприятие
Гештальт-психология
Градиент текстуры
Дендриты
Доли коры головного мозга
Естественный отбор
Затылочная доля
Информационный подход
Когнитивная нейрология
Конструктивистский подход
Концевые синаптические луковички
Миелин
Нейроны
Нейротрансмиттеры
Нейрофизиологический подход
Обонятельная луковица
Ощущение
Первичные проекционные зоны (коры)
Позитронно-эмиссионная томография
Потенциал действия
Потенциал покоя (мембранный потенциал)
Принцип «все или ничего»
Рефрактерный период
Синапс
Сомато-сенсорная кора головного мозга
Стриарная кора
Структурализм
Субъективный контур
Таламус
Теменная доля
Трансдукция
Учение о специфических нервных энергиях (Иоганнес Мюллер)
Функциональная магнито-резонансная томография
Экологический подход (Дж. Дж. Гибсон)
Эмпиризм
Ядра

Вопросы для проверки усвоения материала

1. Чем ощущение отличается от восприятия? Приведите примеры, доказывающие, что между этими двумя явлениями невозможно провести четкую границу.

2. Опишите некоторые нерешенные проблемы восприятия. Объясните, в чем сходство и различие между физическим миром и тем, как мы его воспринимаем.
3. Какова роль философии эмпиризма в трактовке ощущения и восприятия? Опишите вклад физиков XIX в. в формирование современных представлений об ощущении и восприятии. Приведите примеры.
4. Дайте обобщенное описание разных подходов к пониманию ощущения и восприятия. Сравните трактовки связи между внешним раздражителем и упорядоченным характером восприятия, присущие структуралистскому и гештальтистскому подходам.
5. Сравните экологический подход Дж. Дж. Гибсона и структуралистский подход. Какова, по мнению Гибсона, связь между познавательными процессами и предшествующим опытом?
6. В чем значение нейрофизиологического подхода? Приведите примеры, показывающие, что знание нейронного механизма важно для понимания сенсорной и перцептивной активности.
7. Перечислите некоторые достижения когнитивной нейрологии, важные для понимания ощущения и восприятия.
8. Зачем нужно изучать ощущения и восприятие? Отвечая на этот вопрос, расскажите о некоторых дискуссионных вопросах и проблемах, связанных с ощущением и восприятием.
9. Из чего состоит нейрон? Перечислите его основные элементы. Что такое аксоны и дендриты и какова их роль в нейронной коммуникации? Как нейроны передают информацию от сенсорных рецепторов в мозг? Опишите этот процесс?
10. Что такое потенциалы действия и покоя? Чем они отличаются друг от друга? Какие перемены в нейроне вызывает потенциал действия?
11. Охарактеризуйте принцип «все или ничего». Как скорость возникновения потенциала действия отражает интенсивность внешнего раздражителя?
12. Что такое синапс? Каким образом осуществляется связь между нейронами?
13. Охарактеризуйте роль таламуса в обработке сенсорной информации. Что такое нервы, тракты и ядра?
14. Перечислите доли коры головного мозга. Что такое первичные кортикальные проекционные зоны? Какова связь между нейронной активностью сенсорного рецептора и первичными кортикальными проекционными зонами?
15. Что такое учение Мюллера о специфических нервных энергиях и какова, по мнению автора, специфика связи между нейронной активностью и сенсорным опытом?
16. Как учение Дарвина о естественном отборе может быть использовано для объяснения эволюции адаптивных сенсорных структур?
17. Приведите примеры того, как специализированные сенсорные рецепторы осуществляют обработку сенсорной информации, имеющей решающее значение для выживания животного.

ГЛАВА 2

Психофизика

Теперь мы уже знаем, что физическая энергия из окружающей среды трансформируется, или конвертируется, в электрохимические импульсы, которые воздействуют на нервную систему, вследствие чего и возникают такие психологические явления, как ощущение и восприятие. В данной главе мы продолжим анализ этого процесса и представим читателям такой важный инструмент изучения ощущения и восприятия, как психофизика. Психофизика — это наука о количественных зависимостях между внешней стимуляцией (физическим параметром) и ощущением (психологическим параметром).

Мы рассмотрим некоторые фундаментальные достижения и проблемы психофизики, такие, например, как обнаружение очень слабых сигналов, или пороговые уровни стимуляции. Например, насколько тихим может быть звук, чтобы его услышать? Насколько слабым — прикосновение, чтобы его почувствовать? Насколько тонким — запах, чтобы его уловить? Насколько приглушенным — свет, чтобы его увидеть? В общем виде вопрос, связанный с обнаружением, или порогом, звучит так: какое минимальное количество энергии способно с помощью данной сенсорной системы вызвать ощущение? С ним непосредственно связан и другой психофизический вопрос о дифференциальном пороге (пороге различения), или о минимальной разнице в интенсивности сигналов: какова минимальная разница между стимулами, которая может быть обнаружена? Чтобы ответить на этот вопрос, мы познакомимся с традиционными психофизическими методами. Мы также рассмотрим и альтернативный подход, известный под названием теория обнаружения сигнала (ТОС), который подвергает сомнению саму идею порога чувствительности, и обсудим возможные перцептивные последствия сублиминального восприятия.

В данной главе будут также обсуждены способы количественной оценки (ощущения) сенсорного опыта и предпринята попытка ответить на принципиальный вопрос психофизики: как изменение внешней стимуляции влияет на ощущение или восприятие? Иными словами, как изменяется ощущение или восприятие при изменении физического параметра и как эти изменения связаны между собой? Нетрудно представить себе, что эта связь отнюдь не проста. Задумайтесь о тех проблемах, которые стоят перед психофизикой. Несмотря на то что характерные признаки внешней среды — звуки, свет, химическую энергию и давление — можно легко измерить и оценить количественно, ощущение и восприятие носят личный характер, они невидимы и трудно поддаются измерению. Однако, как станет ясно

из дальнейшего изложения, некоторые приемы и методы психофизики позволили установить связь между внешней средой и ее психологическими эффектами.

Многие дискуссионные вопросы и проблемы психофизики принадлежат к числу старейших в психологии. Исторически количественная оценка сенсорного опыта нередко была связана с такими принципиальными психофизическими вопросами, как природа и смысл сознательного опыта или извечная загадка взаимосвязи души и тела (в общем смысле известная как проблема душа—тело). Несмотря на то что эти дискуссионные вопросы выходят за рамки наших конкретных интересов, не вызывает сомнения, что предмет изучения психофизики имеет исключительно важное значение для понимания природы ощущений и восприятия. Причина этого заключается в том, что психофизика пытается связать изменения в нашем внутреннем ментальном опыте — ощущении и восприятии — с изменениями, происходящими в окружающей среде, и оценить эту связь количественно. В начале главы мы расскажем о распознавании (обнаружении) сигнала и измерении порога.

Обнаружение сигнала и абсолютный порог

Фундаментальной экспериментальной проблемой, которую приходится решать при изучении взаимосвязи некоторых особенностей внешних раздражителей и сенсорного опыта, является обнаружение слабых сигналов. Какой должна быть минимальная интенсивность сигнала, чтобы его можно было обнаружить? Иными словами, сколь интенсивным должен быть раздражитель, чтобы наблюдатель смог надежно отличить его присутствие от его отсутствия? Понятно, что ни один организм не способен реагировать на все проявления разных форм физической энергии во всем их возможном диапазоне (многообразии). Чтобы вызвать нейронную активность, необходимую для появления ощущения, потенциальный сигнал должен быть достаточно интенсивным (и продолжительным).

Таблица 2.1

Порог чувствительности. Некоторые примерные значения

Ощущение	Порог обнаружения
Зрение	Пламя свечи, видимое в темную, ясную ночь на расстоянии 30 миль[1]
Слух	Тиканье часов в тишине на расстоянии 20 футов[2]
Вкус	Одна чайная ложка сахара на два галлона (около 7,6 л) воды
Запах	Одна капля духов в воздухе, заполняющем трехкомнатную квартиру
Прикосновение	Крыло пчелы, упавшее на спину с высоты 0,4 дюйма[3]

Примечание: эти значения порогов приведены только в качестве иллюстраций прежде всего для того, чтобы продемонстрировать исключительную чувствительность человека к очень слабым внешним раздражителям. Некоторые из приведенных данных основаны на экстраполяции и на допущениях, приемлемых исключительно для идеальных условий, и их очень трудно проверить или воспроизвести. Задумайтесь, например, о такой житейской проблеме, как поиск тикающих часов. *Источник*: Galanter (1962).

---

[1] 1 миля — 1,609 км.

[2] 1 фут — 0,3048 м.

[3] 1 дюйм — 2,54 см.

Минимальный стимул (сигнал), который возможно обнаружить, **называется абсолютным порогом, или абсолютным лименом** (*limen* по-латыни означает «порог»). Как правило, пороговые значения раздражителей соответствуют примерному предельному уровню абсолютной чувствительности организма. Если стимул слишком слаб и не вызывает надежной ответной реакции, то его называют **подпороговым**, или **субпороговым**. Стимул, интенсивность которого превосходит пороговое значение, называется **надпороговым.** Некоторые приблизительные пороговые значения представлены в табл. 2.1 (однако они приводятся в такой форме, что их не следует воспринимать слишком серьезно). Более детальная и точная информация для некоторых ощущений будет представлена в соответствующих главах. Совершенно очевидно, что разным изученным сенсорным системам свойственны разные минимально различимые стимулы, абсолютные величины которых зависят как от условий стимуляции, так и от индивидуальных особенностей наблюдателей.

Само понятие абсолютного порога предполагает наличие точного значения, или определенной точки на шкале интенсивности энергии, при достижении которого(ой) стимул сразу же становится воспринимаемым, и наблюдатель отвечает: «Да, я принял сигнал». Следовательно, сигнал, интенсивность которого на одну единицу меньше, не будет распознан. Если это утверждение справедливо, то связь между абсолютным порогом и интенсивностью стимула может быть выражена некой гипотетической кривой, представленной на рис. 2.1.

Этот рисунок показывает, что наблюдатель начнет воспринимать стимул только после того, как интенсивность последнего достигнет определенного уровня (на рисунке это четыре единицы); сигналы, уровень интенсивности которых равен четырем единицам или превышает их, будут распознаваться всегда. Так, при определении слухового порога звук либо будет слышен, либо будет полная тишина. Однако такое случается редко. Результаты лабораторных исследований чаще описываются *S*-образными кривыми, такими, например, как кривая, представленная на рис. 2.2, что заставляет предположить отсутствие зафиксированной, или абсолютной, величины (интенсивности) стимула, отделяющей уровни интенсивности,



Рис. 2.1. Гипотетическая кривая, иллюстрирующая зависимость абсолютного порога от интенсивности стимула

На ординате отложено количество эпизодов (в процентах), в которых наблюдатель принял сигнал и ответил «Да». Как следует из рисунка, пороговая величина равна четырем единицам измерения стимула. Теоретически стимулы, интенсивность которых менее четырех единиц, не распознаются, а сигналы, интенсивность которых равна четырем единицам или более, воспринимаются в 100 % случаев

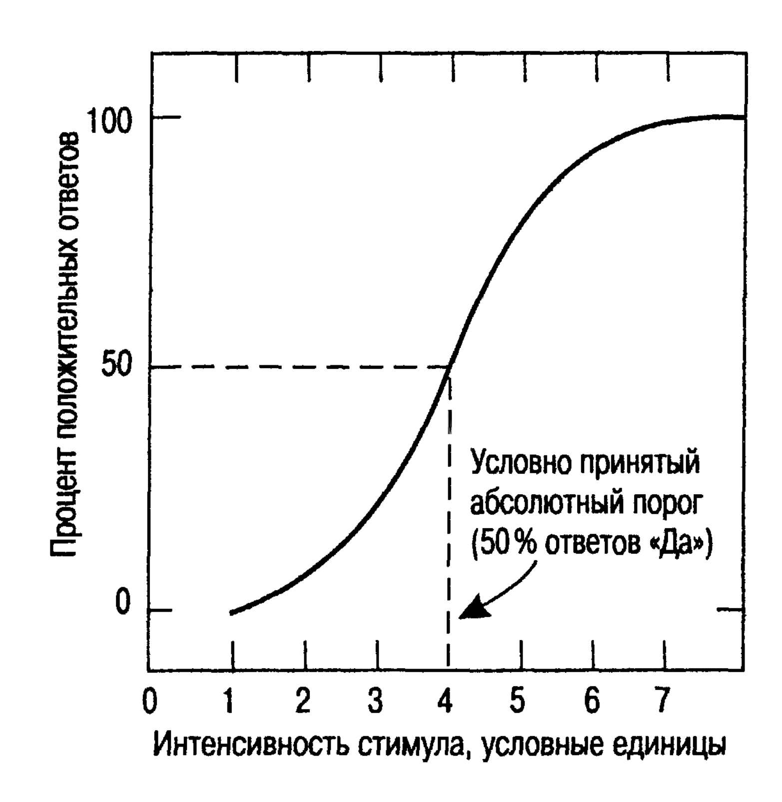


Рис. 2.2. Типичная эмпирическая пороговая функция
Для удобства абсолютный порог определен как интенсивность, при которой стимул распознается в 50 % случаев

которые никогда не вызывают ответной реакции, от тех, которые всегда вызывают ее. (Более подробно этот вопрос будет рассмотрен в следующем подразделе.)

В качестве способа аппроксимации порогового значения психологи воспользовались статистикой. Для удобства принято, что абсолютный порог соответствует такой интенсивности или величине стимула, которая в ходе экспериментов дает 50 % положительных ответов, т. е. некой конкретной величине, распознаваемой в 50 % случаев. Определенное таким образом пороговое значение выделено на рис. 2.2 штриховыми линиями.

Психофизические методы

Методы, традиционно используемые при определении абсолютного порога, были разработаны Густавом Теодором Фехнером (1801–1887), физиком и философом, который считается основоположником психофизики. Основным научным интересом Фехнера было изучение взаимосвязи между физической стимуляцией и ментальным опытом (сенсорной реакцией на нее). Чтобы изучить проблему распознавания сигналов, он разработал ряд методов количественной оценки абсолютного порога (свои результаты Фехнер изложил в работе «Элементы психофизики», опубликованной в 1860 г.).

Метод границ (метод минимального изменения). Одним из простейших методов является метод, названный **методом границ, или методом минимального изменения.** Например, чтобы определить абсолютный порог обнаружения света, мы можем начать с достаточно яркого, наверняка воспринимаемого испытуемым света (сигнала) и затем постепенно, каждый раз на определенную величину уменьшать его интенсивность с помощью реостата до тех пор, пока испытуемый не скажет, что свет больше не виден. Затем мы регистрируем этот уровень интенсивности и продолжаем эксперимент, используя тот же реостат, но теперь уже постепенно увеличивая интенсивность света до тех пор, пока наблюдатель не скажет, что свет виден. После нескольких серий опытов по *уменьшению* и *увеличению* интенсивности света рассчитывается средняя интенсивность, соответствующая точке перехода от невоспринимаемого света к воспринимаемому. Иными словами, мы определяем чис-

ленное значение абсолютного порога, полагая его равным средней интенсивности сигналов, соответствующих тем моментам, когда наблюдатель достигает «предела» или когда его ответ служит отправной точкой для уменьшения или увеличения интенсивности света. Эта средняя величина является статистически определенным значением порога для данного наблюдателя при стандартных условиях тестирования. Пример использования метода границ представлен в табл. 2.2.

Таблица 2.2

Применение метода границ для определения порога обнаружения визуального сигнала

Интенсивность света, условные единицы	Ответ наблюдателя					
	Серии					
	1	2	3	4	5	6
10	Да					
9	Да		Да			
8	Да	*Да*	Да		Да	
7	*Да*	Нет	Да	*Да*	Да	*Да*
6	Нет	Нет	*Да*	Нет	*Да*	Нет
5		Нет	Нет	Нет	Нет	Нет
4				Нет		Нет
3						Нет
2						
1						
Предельное значение	*6,5*	*7,5*	*5,5*	*6,5*	*5,5*	*6,5*

Примечание: в таблице представлены результаты трех серий опытов, в которых сигнал уменьшался, и результаты трех серий опытов, в которых он возрастал. Ответ «Да» означает, что в данном опыте сигнал был обнаружен, ответ «Нет» свидетельствует о том, что он не был обнаружен. Цифры в нижней строке — предельное значение интенсивности сигнала в данной серии, при которой происходит переход от обнаружения к необнаружению и наоборот. Типичным для данного метода является некоторое изменение предельного значения от серии к серии, которое в данном примере колеблется от 5,5 до 7,5. Пороговое значение определяется как среднее арифметическое значений, найденных в каждой серии, т. е. (6,5 + 7,5 + 5,5 + 6,5 + 5,5 + 6,5)/6 = 6,333. Следовательно, порог обнаружения света равен 6,333 единицы освещенности.

Будучи весьма полезным, метод границ, однако, может быть источником разного рода предвзятости (необъективности, субъективных оценок) и ошибок. Одним из недостатков этого простого по исполнению метода является то, что, как правило, изменение интенсивности стимула (увеличение или уменьшение) происходит упорядоченно и ритмично. А это значит, что после серии опытов равномерные изменения интенсивности стимула в известной мере становятся для наблюдателя предсказуемыми. Следовательно, ожидания наблюдателя, связанные с тем, что каждый последующий стимул становится более интенсивным или менее интенсивным, могут сделать его ответ необъективным. Вторым источником необъективности может стать ошибка, связанная с *привыканием*, тенденция продолжать отвечать «Да» в опытах с уменьшением интенсивности и «Нет» в опытах с ее уве-

личением. Иными словами, наблюдатели дают одни и те же ответы в последовательно проводимых опытах данной серии, потому что они «привыкают» к определенному ответу и продолжают отвечать именно так даже тогда, когда порог уже достигнут. Чтобы исключить и этот, и аналогичные ему источники необъективности и ошибок, сейчас широко используют модификации метода границ. В соответствии с одной из них, называемой *методом лестницы* (*staircase method*) (Cornsweet, 1962), экспериментатор вначале предъявляет сигнал, интенсивность которого ниже предполагаемого порога чувствительности, и, получив ответ «Нет», увеличивает ее до тех пор, пока наблюдатель не обнаружит стимула, т. е. до получения ответа «Да». Как только вместо ответа «Нет» начинает звучать ответ «Да», экспериментатор меняет направление изменения интенсивности. Теперь он уменьшает интенсивность стимула до тех пор, пока ответ снова не изменится, т. е. когда наблюдатель отвечает «Нет», снова начнется увеличение интенсивности. В типичном эксперименте, основанном на «методе лестницы», порог рассчитывается как среднее всех значений интенсивности, при которых ответы испытуемого изменялись. Часто используются и другие варианты этого метода.

Метод постоянных раздражителей также является одним из методов определения абсолютного порога. Он требует проведения серии экспериментов с принудительным выбором. Определенное число стимулов разной интенсивности, изменяющейся в относительно широком интервале, в случайном порядке поочередно и многократно предъявляется испытуемому. При каждом предъявлении стимула наблюдатель должен дать либо утвердительный ответ, если сигнал принят, либо отрицательный, если сигнал не принят. Для стимула каждой интенсивности рассчитывается процент случаев (эпизодов), в которых он был зафиксирован. Интенсивность стимула, обнаруженного в 50 % случаев, обычно принимается в качестве меры абсолютного порога. Хотя метод постоянных раздражителей не только трудоемкий, но и достаточно сложный, он все же дает наиболее стабильные и точные значения абсолютных порогов чувствительности.

Процедура уравнивания стимулов (метод средней ошибки). Особенностью этого метода является то, что *интенсивность стимула контролируется наблюдателем,* т. е. наблюдатель должен довести интенсивность до *едва распознаваемого уровня,* который признается пороговым. Хотя это прямой и быстрый метод, он, как правило, дает наименее точные данные. Его основной недостаток — плохая воспроизводимость результатов, причина которой, возможно, заключается в том, что разные наблюдатели выполняют стандартные процедуры с разной точностью и аккуратностью.

Теория обнаружения сигнала (ТОС)

В экспериментально найденных значениях абсолютного порога, представленных на рис. 2.2, есть стимулы определенной интенсивности, которые наблюдатель иногда обнаруживает, а иногда — нет. Иными словами, стимулы *одной и той же* интенсивности порой фиксируются, а порой — нет. Это изменение распознаваемости стимулов одной и той же интенсивности красноречиво свидетельствует об изменении величины порога во времени. Подобный вывод — серьезный вызов традици-

онному представлению о сенсорном пороге как о проявлении (воплощении) принципа «все или ничего», а именно утверждению о том, что точная величина интенсивности отличает распознаваемые стимулы от тех, которые нельзя распознать.

Чтобы понять эту проблему порога, следует вспомнить, что во многих житейских ситуациях мы зачастую не уверены в том, перешли ли порог чувствительности, т. е. правильно ли восприняли слабый или пограничный сигнал. Мы сталкиваемся с многочисленными ситуациями, связанными с внешними раздражителями, которые — если говорить о вызываемых этими раздражителями ощущениях — неоднозначны, но, как правило, принимаем в отношении них правильные решения. Разве мы действительно слышим телефонный звонок, когда косим траву на лужайке, или стук в дверь, стоя под душем? И правда ли, что мы видим неяркую звезду в ночном небе?

В качестве примера такой неопределенной (неоднозначной) ситуации представьте себе, что вы в одиночестве с нетерпением ждете возвращения подруги. Вы знаете, что сигналом, возвещающим ее возвращение, станут шаги на лестнице. С точки зрения психофизики это означает, что вы будете прислушиваться к определенному звуку — к звуку шагов. Поскольку этот звук возникнет за пределами комнаты, он будет слабым, слышным на фоне других постоянных звуков — уличного шума и шума, доносящегося из других комнат. В подобной ситуации вы либо можете услышать звук шагов, когда он действительно раздастся, либо вам покажется, что вы его слышите, когда никого не будет поблизости. Разумеется, вы стараетесь создать некий сенсорный образ звука шагов. Вы также пытаетесь разобраться в разных звуках — в тех, которые вы действительно слышите, и в тех, которые вам кажутся. Вполне может случиться, что когда действительно раздастся звук шагов, вы не услышите его, но может быть и по-другому: вы будете уверены, что слышите шаги, — возможно, потому, что вам очень хочется их услышать, — однако то, что вы приняли за звук шагов, будет всего лишь частью звукового фона, создаваемого улицей.

Этот пример показывает, что особенности восприятия слабых раздражителей, создают вполне определенные проблемы для традиционных представлений о пороге чувствительности. Основаны ли наши выводы исключительно на действии раздражителей или на них влияют наши психологические *установки?* В этом разделе представлен подход к оценкам ситуаций, в которых наша предрасположенность к принятию определенных решений создается некими психологическими факторами, такими, которые не принимаются во внимание традиционными представлениями о пороге чувствительности.

Чувствительность и искажение ответа

Поскольку порог восприятия — величина постоянная, и особенно ярко это проявляется в случае слабых или пограничных раздражителей, в обнаружении слабых раздражителей (**сигналов**, как их принято называть в данном контексте) помимо способности наблюдателя к обнаружению, или **чувствительности**, могут иметь значение и другие факторы. К ним относятся и уровень внимания наблюдателя в ходе эксперимента, и мотивация выполнения задания, связанного с обнаружением сигналов, и ожидание присутствия последних, и другие аналогичные **несенсорные**

факторы, которые в совокупности принято называть **искажением ответа** и которые могут влиять на вывод наблюдателя относительно присутствия или отсутствия сигнала. Иными словами, когда, выполняя задание, связанное с обнаружением сигнала постоянной интенсивности, наблюдатель отвечает то «Да», то «Нет», мы не можем с уверенностью сказать, связано ли это с некими изменениями его чувствительности или это всего лишь результат влияния на ответ таких несенсорных факторов, как нестабильность внимания или мотивации. Иногда наблюдатели даже говорят, что обнаруживают сигнал, хотя на самом деле вовсе не уверены в этом.

Обнаружение сигнала и шум

Почему обнаружение слабого сигнала дает такие нестабильные результаты? Что является источником подобной нестабильности? Рассмотрим, что происходит с сенсорной системой при воздействии на нее слабого внешнего раздражителя, такого, например, как тусклый свет или негромкий звук. Если раздражитель достаточно интенсивен, в сенсорных рецепторах на нейронном уровне могут возникнуть потенциалы действия, способные повлиять на нейронную активность мозга. Эта активность сигнализирует нервной системе наблюдателя, что появились свет или звук. Однако даже при полном отсутствии внешних раздражителей и для сенсорных систем, и для мозга характерна непрерывная спонтанная нейронная активность. Эта спонтанная сенсорно-нейронная активность частично является результатом неупорядоченного возникновения потенциалов действия; ее сравнивают с шумовым фоном в радиоприемнике или со «снегом» на телевизионном экране и считают некой формой постороннего фонового **шума** (*Ш*) в сенсорной системе. (Следовательно, в данном контексте слово *шум* никоим образом не связано со слухом.) Помимо спонтанной сенсорно-нейронной активности нейронный шум может также включать непредсказуемые, случайные последствия усталости и влияние таких несенсорных причин искажений ответа, как уровень колебания внимания наблюдателя или его мотивации выполнения задания, связанного с обнаружением сигнала.

Хотя этот шум и не является частью внешнего раздражителя, или сигнала, который нужно обнаружить, возникая в неоднозначной (неопределенной) ситуации, он способен существенно повлиять на обнаружение слабого сигнала. В типичном эксперименте по обнаружению сигнала при каждом его предъявлении наблюдатель пытается понять, являются ли испытываемые им ощущения только результатом воздействия фонового шума (*Ш*) или на фоне этого шума он воспринимает и сигнал (т. е. он воспринимает сигнал + шум, *СШ*).

Кривые распределения сенсорных эффектов (сенсорного влияния) шума на сенсорную систему наблюдателя представлены на рис. 2.3.

Знакомая колоколообразная кривая (рис. 2.3, *а*) показывает, что уровень сенсорной активности, являющейся результатом одного только шума в сенсорной системе, изменяется весьма существенно. На абсциссе представлен уровень сенсорной активности (от низкой до средней и высокой), на ординате — частота возникновения разных уровней сенсорной активности (от «редко» до «часто») Иногда *уровень*

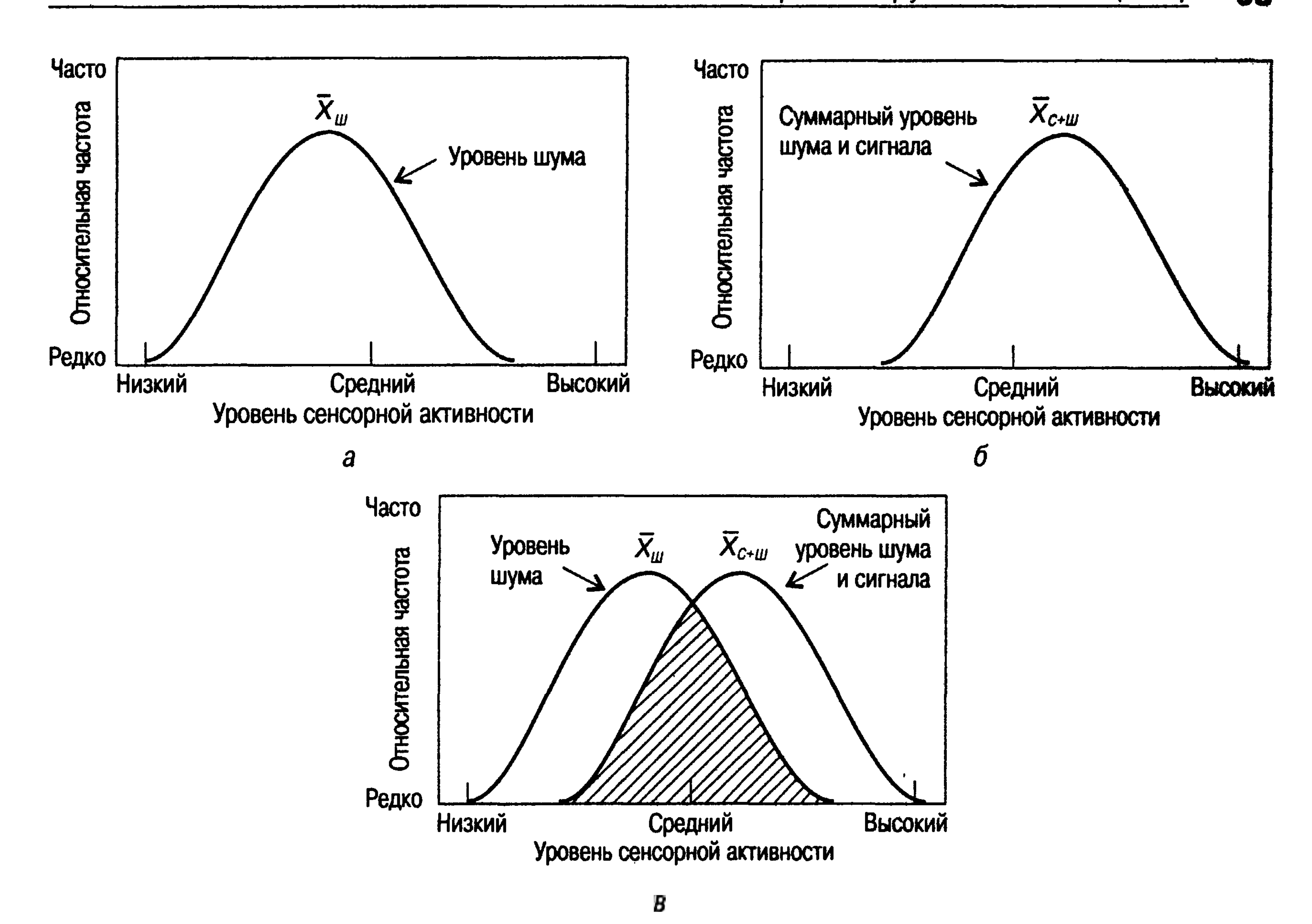


Рис. 2.3. *а* – распределение уровней сенсорной активности, вызванной воздействием на сенсорную систему только одного фонового шума *Ш*. Изменение уровней варьируется в интервале «редко» – «часто». Наиболее часто возникающий уровень сенсорной активности – средний, и ему соответствует участок кривой вокруг средней точки *X*. *б* – распределение уровней сенсорной активности, вызванной *СШ*. Соответствует условиям, при которых ко всем значениям *Ш*, представленным на *а*, добавлен сигнал. *в* –распределение уровней сенсорной активности, вызванной распределением *Ш* и *С*. Средний сенсорно-нейронный эффект *Ш* выше, чем средний эффект *Ш* благодаря наложению эффекта *СШ* на эффект *Ш*. Однако сенсорные эффекты одного *Ш* и *СШ* перекрываются и вместе производят некие сенсорные эффекты, которые представлены заштрихованным участком и которые могут быть следствием распределения *либо Ш*, *либо СШ*

шума минимален, иногда — максимален, однако чаще всего его интенсивность находится на среднем уровне, который обозначен $X_Ш$. Если же внешнее событие (т. е. звук или свет) стимулирует сенсорный рецептор, то в результате этого возникает сенсорная активность (*сигнал*), которая добавляется к действию фонового шума. Более конкретно эта мысль может быть сформулирована следующим образом: если сигнал, имеющий *постоянную* интенсивность, накладывается на все возможные уровни произвольно изменяющегося фонового шума, суммарное влияние шума и сигнала (*СШ*) на сенсорную активность подчиняется закону нормального распределения и описывается колоколообразной кривой, представленной на рис. 2.3, *б*.

Так же как и в случае действия одного лишь фонового шума, уровень сенсорной активности *СШ* тоже изменяется; иногда он высок, иногда — нет, но чаще находится на среднем уровне (точка $X_{С+Ш}$ на рис. 2. 3, *б*), который — и это очевидно — выше среднего уровня сенсорной активности, вызываемой одним фоновым шумом (точка $X_Ш$ на рис.2.3, *б* смещена вправо по отношению к точке $X_Ш$ на рис. 2.3, *а*).

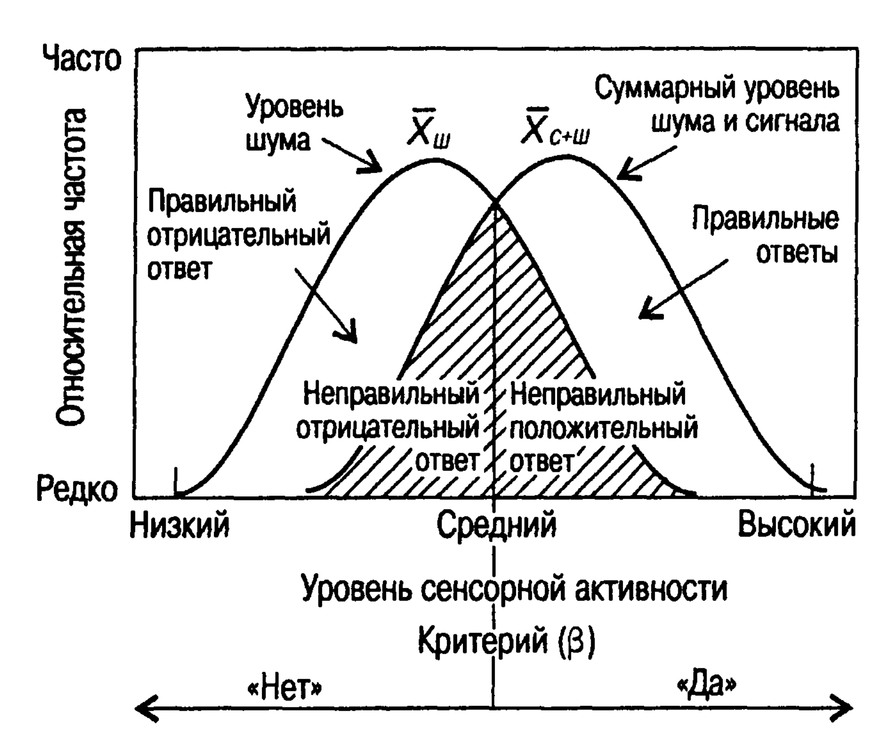


Рис. 2.4. Частота сенсорных эффектов, производимых *Ш* и *СШ*, и значение критерия, разработанного наблюдателем

На абсциссе представлена гипотетическая «точка принятия решения», или значение критерия (β), при котором наблюдатель решает, ответить ли ему «Да» или «Нет» на вопрос о присутствии сигнала в данном эксперименте. Критерий может иметь любое значение. В данном гипотетическом случае все сигналы, влияние которых лежит ниже критериального сенсорного уровня (т. е. слева от критерия), останутся необнаруженными; все сигналы, влияние которых лежит выше уровня сенсорного критерия (т. е. справа от критерия), будут распознаны, и будет дан положительный ответ. Для гипотетического критерия также указаны участки, соответствующие правильным и неправильным ответам

Однако, как следует из рис. 2.3, *в*, сенсорные эффекты *Ш* и *СШ* перекрываются. Иными словами, они вместе влияют на сенсорную систему таким образом, что при попытке определить, присутствует ли слабый сигнал, наблюдатель должен решить, является ли данный конкретный уровень активности его сенсорной системы реакцией только на *Ш* — на нерелевантный эксперименту фон — или же на *СШ*.

Критерий. Задание, выполняемое наблюдателем в типичном эксперименте, связанном с обнаружением сигнала, заключается в том, чтобы определить, является ли испытываемое им ощущение, определяемое уровнем сенсорной активности, результатом действия сигнала (*СШ*) или только одного шума (*Ш*). Согласно теории обнаружения стимула (ТОС), наблюдатели, решая вопрос о том, присутствует сигнал или нет, вырабатывают для себя некий «проходной балл», или внутренний **критерий** (обычно обозначаемый греческой буквой *β*) результирующей сенсорной активности. Один такой критериальный уровень представлен на абсциссе рис. 2.4.

В соответствии с критерием наблюдатель ответит «Да» (подтверждая присутствие сигнала), если уровень сенсорной активности, представленной на абсциссе, превышает эту точку, и «Нет» (отрицая присутствие сигнала), если сенсорный эффект ниже ее. В обоих случаях наблюдатель может ошибиться. Он может ответить утвердительно, когда на самом деле сенсорный эффект является лишь результатом воздействия одного только шума *Ш* (на рисунке это **неправильный положительный ответ**). Аналогичным образом наблюдатель может ответить, что сигнала нет, хотя на самом деле он присутствует (**неправильный отрицательный ответ).** Это происходит потому, что, как следует из рис. 2.3, *в*, сенсорные эффекты *СШ* и *Ш*

перекрываются, лишая наблюдателя возможности выбрать сенсорный критерий, позволяющий правильно реагировать на *каждое* предъявление сигнала. Фактически форма участка, образующегося за счет перекрывания кривых распределения *СШ* и *Ш* на рис. 2.3, *в* и 2.4, свидетельствует о том, что в некоторых экспериментах по *СШ* (когда сигнал действительно присутствует) сенсорное влияние на наблюдателя может быть меньше, чем сенсорное влияние одного только шума.

Матрица результатов. Как было сказано при описании рис. 2.4, в любом конкретном эксперименте по обнаружению сигнала наблюдатель должен решить, является ли сенсорная активность результатом действия *СШ* или *Ш*, и его решение зависит от критерия, на который он в данный момент ориентируется. Если уровень сенсорной активности ниже его критерия, наблюдатель ответит «Нет»; если уровень сенсорной активности превышает критерий — будет дан положительный ответ.

Как следует из данных табл. 2.3, возможны четыре варианта этих ответов. **Попадание** — это положительный ответ и правильное обнаружение сигнала; **ложная тревога** — это положительный ответ при отсутствии сигнала; **промах** — это отрицательный ответ, данный тогда, когда сигнал предъявлен, и, наконец, **правильное отрицание** — это отрицательный ответ в тот момент, когда сигнала нет. Как показано на рис. 2.4, ложные тревоги и промахи — это ошибки, возникающие вследствие перекрывания кривых распределения сенсорных эффектов *СШ* и *Ш* и их связи с критерием, установленным наблюдателем для принятия решения о том, присутствует сигнал или нет.

Таблица 2.3

Экспериментальное обнаружение сигнала. Матрица *сигнал—ответ* для наблюдателя, отвечающего «Да» или «Нет» на каждое предъявление сигнала

Альтернативы сигналов		Альтернативы ответов	
		«Да, сигнал присутствует»	*«Нет, сигнал отсутствует»*
	Сигнал + + шум	Вероятность положительного ответа, когда сигнал присутствует **Попадание**	Вероятность отрицательного ответа, когда сигнал присутствует **Промах**
	Шум	Вероятность положительного ответа, когда сигнал отсутствует **Ложная тревога**	Вероятность отрицательного ответа, когда сигнал отсутствует **Правильное отрицание**

Влияние критериев: ожидания и мотивация. В соответствии с ТОС способность обнаруживать слабые сигналы изменяется во времени, поскольку на поведение наблюдателя влияют несколько относительно не зависящих друг от друга факторов. Один из них — это изменение уровня шума в самóй сенсорной системе. Иными словами, сенсорные эффекты за счет изменения фонового шума или от постоянного сигнала в сочетании с изменяющимся фоновым шумом в период времени между двумя предъявлениями пограничных сигналов вызывают изменения способности обнаруживать их. (Это утверждение иллюстрируется колоколообразными кривыми, представленными на рис. 2.3.)

Второй фактор, влияющий на поведение наблюдателя, — его *ожидания*, связанные с присутствием сигнала. В отличие от традиционных психофизических методов, в которых сигнал предъявляется при *каждой* попытке (в *каждом* эпизоде), в эксперименте по обнаружению сигнала вероятность того, что он будет предъявлен в данный момент, может изменяться. Изменение частоты предъявления сигнала создает условия для *несенсорного искажения ответа—ожидания*, — которое влияет на уровень выбираемого наблюдателем критерия β, и возникновение подобной ситуации в ходе эксперимента вполне возможно.

Иными словами, на ожидание появления сигнала в определенный момент эксперимента можно повлиять, варьируя вероятность, или частоту, с которой сигнал предъявляется наблюдателю. Если сигнал предъявляется практически на всех этапах эксперимента, наблюдатель может почти всегда ждать его появления. В результате он выберет относительно необременительный для себя критерий (на рис. 2.4 это сдвиг критерия влево). Следствием этого становится тенденция давать положительный ответ даже при отсутствии сигнала. В подобной ситуации вероятность попаданий весьма велика, но благодаря ожиданиям наблюдателя и вероятность ложных тревог будет выше, чем она была бы, не имей наблюдатель подобных ожиданий. Напротив, если сигнал предъявляется редко, у наблюдателя появляется тенденция (склонность) давать отрицательные ответы, и он отвечает «Нет» даже тогда, когда сигнал присутствует (на рис. 2.4 это сдвиг критерия вправо). В этом случае результатом будет уменьшение числа ложных тревог, но большее число промахов.

В табл. 2.4 представлены относительные количества разных ответов в эксперименте, в котором сигнал присутствовал в 90 % случаев и отсутствовал в 10 % случаев. (Обратите внимание на то, что эпизоды, в которых сигнал отсутствует, в экспериментах по обнаружению сигнала обычно называются **ловушками (эпизодами-ловушками.)**)

В табл. 2.5 представлены относительные количества разных ответов в эксперименте, в котором сигнал присутствовал в 10 % эпизодов и отсутствовал в 90 % эпизодов.

Результаты предъявления *одного и того же* сигнала свидетельствуют о том, что одно лишь изменение соотношения сигналов и ловушек существенно влияет на ожидания, а следовательно, и на поведение наблюдателя: соотношение попаданий и ложных тревог систематически изменяется. Иными словами, изменения в соотношении попаданий и ложных тревог можно связать с изменениями критерия β,

Таблица 2.4

Соотношение разных ответов в эксперименте, в котором сигнал присутствовал в 90 % эпизодов и отсутствовал в 10 % эпизодов

		Ответ	
		Да	Нет
Сигнал	Присутствует	0,95	0,05
	Отсутствует	0,78	0,22

Таблица 2.5

Относительное количество разных ответов в эксперименте, в котором сигнал присутствовал в 10 % эпизодов и отсутствовал в 90 % эпизодов

		Ответ	
		Да	Нет
Сигнал	Присутствует	0,28	0,72
	Отсутствует	0,04	0,96

с которым наблюдатель подходит к соотношению предъявлений сигнала и ловушек (в данном случае — благодаря ожиданию). Разница между соотношениями ответов, представленными в табл. 2.4 и 2.5, свидетельствует о том, что изменение обнаружения постоянного сигнала происходит даже тогда, когда его интенсивность не изменяется. А это значит, что в данном случае изменение поведения наблюдателя является следствием изменения его *ожиданий*, связанных с появлением сигнала, а не изменений самого сигнала.

Второй несенсорной причиной искажения ответа, оказывающей влияние на уровень критерия β, является *мотивация* получения конкретного результата, например заинтересованность наблюдателя в последствиях его ответа. Так, если у наблюдателя есть серьезные основания обнаружить сигнал и постараться ни в коем случае не пропустить его, он, скорее всего, сообщая о сигнале, снизит уровень критерия β; при этом у него возрастет количество ответов «Да» и попаданий (речь снова идет о смещении критерия на рис. 2.4 влево). Увеличение утвердительных ответов приведет и к увеличению числа ложных тревог. С другой стороны, использование более жесткого, консервативного критерия (что соответствует сдвигу критерия на рис. 2.4 вправо) увеличивает количество ответов «Нет». И хотя подобная стратегия дает меньше ложных тревог, она также уменьшает и количество попаданий.

Эксперимент, в котором критерий β становится объектом сознательного манипулирования, показывает, как мотивация наблюдателя может влиять на соотношение попаданий и ложных тревог.

Представьте себе, что вы — наблюдатель, участвующий в следующем эксперименте по обнаружению сигнала. Вам предстоит услышать или не услышать некий слабый звук и в зависимости от того, присутствует сигнал или нет, ответить «Да» или «Нет». Более того, ваш ответ имеет и определенные финансовые последствия, определяемые следующими вариантами оплаты.

1. За каждое попадание вы получаете 1 доллар. В этом случае вы будете стремиться каждый раз отвечать «Да», даже если сомневаетесь в том, что слышали сигнал.
2. За каждое попадание вы получаете 1 доллар, но одновременно каждая ложная тревога облагается штрафом в 50 центов. Вы по-прежнему будете стремиться дать утвердительный ответ даже при отсутствии уверенности, но все-таки эта готовность будут несколько ниже, чем при условиях, которые описаны в п. 1 и при которых вас не штрафовали за ложную тревогу.
3. В отличие от условий оплаты п. 1 и 2 вы получаете по 50 центов за каждую удачу, но вас также и штрафуют на 1 доллар за каждую ложную тревогу. У вас появится тенденция отвечать осторожно и давать утвердительный ответ только при полной уверенности.

Обобщенные данные о некоторых экспериментально найденных соотношениях попаданий и ложных тревог для этих трех вариантов оплаты представлены в табл. 2.6.

То, что мы описали, есть изменение критерия β и аналогичное изменение пропорции попаданий и ложных тревог, соответствующее оплате труда. В зависимости от того, что именно ждет наблюдателя, — награда или штраф — один и тот же сигнал

Таблица 2.6

Соотношение попаданий и ложных тревог для трех вариантов оплаты

Варианты оплаты	Соотношение ответов наблюдателя	
	Попадания	Ложные тревоги
1. Один доллар за попадание	0,95	0,95
2. Один доллар за попадание и 50-центовый штраф за ложную тревогу	0,85	0,70
3. 50 центов за попадание и штраф в размере 1 доллара за ложную тревогу	0,40	0,10

может вызвать как положительный, так и отрицательный ответ, и характер ответа не зависит от чувствительности наблюдателя к сигналу Следовательно, даже при выполнении такого относительно простого психофизического задания, как принятие решения о том, присутствует или отсутствует слабый сигнал, на поведение наблюдателя существенно влияют несенсорные факторы, т. е искажение ответа. Это делает понятным отсутствие абсолютного, легко определяемого значения порога. Более вероятно, что наблюдатель примет такой критерий ответа, который одновременно учитывал бы и интенсивность сигнала, и такие переменные несенсорного характера, как мотивация выполнения задания и ожидание появления сигнала.

Кривые рабочей характеристики приемника (РХП)

ТОС исходит из того, что нельзя определить величину абсолютного порога. Однако можно одновременно оценить и *чувствительность* наблюдателя по отношению к предъявляемому сигналу, и уровень его критерия β. Информация о влиянии этих двух параметров на обнаружение сигнала может быть получена из анализа связи между относительным количеством попаданий и относительным количеством ложных тревог, которое, как мы видели, зависит от критерия. Обычно для этого на ординате откладывают относительное количество попаданий (положительных ответов на активность *СШ*), а на абсциссе — относительное количество ложных тревог (положительных ответов при отсутствии сигнала). Получающиеся при этом кривые, названные рабочими характеристиками приемника (РХП)[1], иллюстрируют связь между относительными количествами попаданий и ложных тревог при постоянной интенсивности сигнала. (Пример РХП, построение которой описано ниже, представлен на рис. 2.5.)

Термин РХП возник из представлений о том, что подобная кривая измеряет и описывает чувствительность наблюдателя при обнаружении сигнала. Рассмотрим, как РХП может описывать чувствительность наблюдателя по отношению к сигналу, интенсивность которого поддерживается на постоянном уровне.

Данные табл. 2.7 показывают, как вероятность сигнала влияет на относительное количество попаданий и ложных тревог в таком гипотетическом эксперименте, в котором интенсивность сигнала поддерживается на постоянном уровне. (Некото-

[1] В иностранной литературе — *ROC*-кривые (*receiver-operating characteristic*), но в нашу литературу вошло как РХП, что представляется оправданным. — *Примеч. науч ред.*

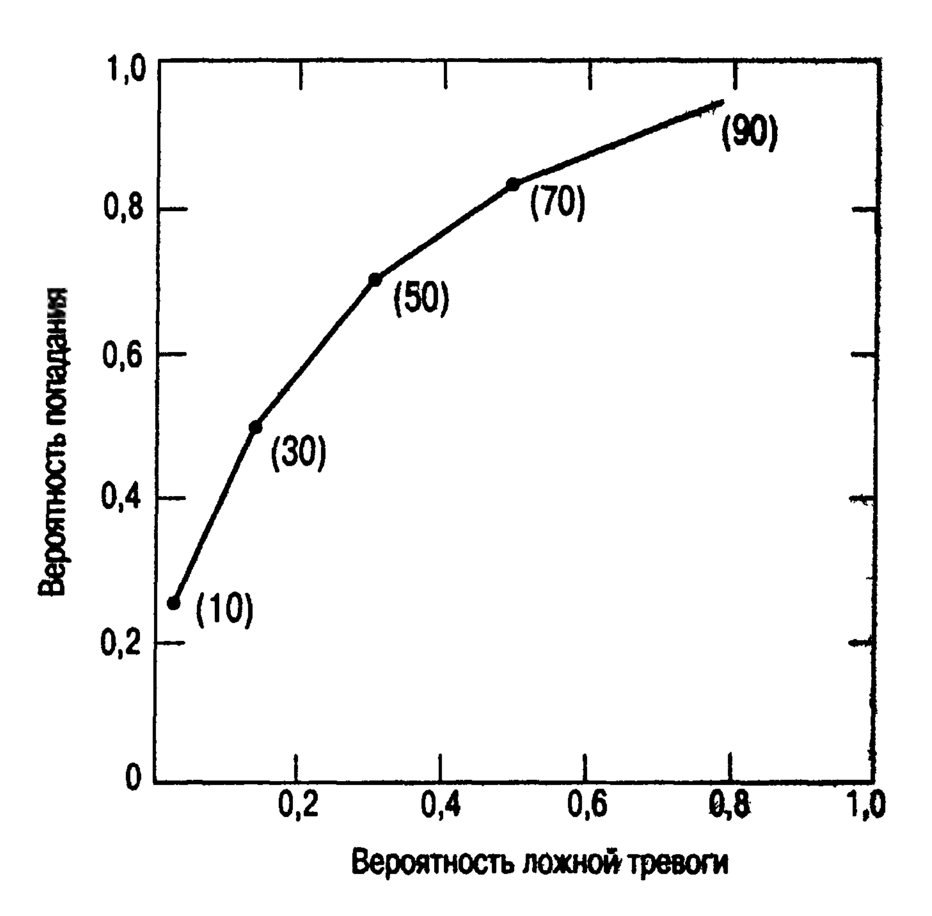


Рис. 2.5. РХП, для построения которой использованы данные табл 2 7
На ординате отложена вероятность попаданий, на абсциссе – вероятность ложных тревог Каждая точка данной кривой соответствует разным количествам попаданий и ложных тревог для разных вероятностей предъявления сигнала (проценты в скобках) (Обратите внимание на то, что все точки хорошо ложатся на кривую)

рые данные взяты из табл 2 4 и 2.5) Следовательно, если в эпизодах эксперимента по обнаружению сигнала последний почти всегда присутствует, наблюдатель демонстрирует тенденцию к увеличению вероятности положительных ответов, В результате увеличивается относительное количество попаданий (в данном примере оно равно 0,95), и соответственно увеличивается количество ложных тревог (0,78). Напротив, если сигнал предъявляется только в 10 % эпизодов (т е если 90 % эпизодов — ловушки), то при *той же самой интенсивности сигнала* относительное количество попаданий равно 0,28, а количество ложных тревог — 0,04. Если сигнал предъявляется редко — он действительно присутствует в 10 % эпизодов, — наблюдатель демонстрирует тенденцию к отрицательным ответам В итоге при весьма небольшом относительном количестве ложных тревог (0,04) относительное коли-

Таблица 2 7

Соотношение попаданий и ложных тревог для разных условий предъявления сигнала (гипотетические данные)

Процент эпизодов, в которых был предъявлен сигнал	Соотношение	
	попаданий	ложных тревог
90	0,95	0,78
70	0,85	0,50
50	0,70	0,30
30	0,50	0,15
10	0,28	0,04

Примечание эти данные получены в опытах, проведенных с сигналом, интенсивность которого оставалась постоянной Следовательно, различия в пропорциях попаданий и ложных тревог отражают различия в критериях β, являющиеся результатом изменения соотношения эпизодов в которых сигнал подавался, и эпизодов — ловушек (от 10 до 90 %) в ходе проведения многих опытов

чество удач тоже сравнительно невелико (0,28). На рис. 2.5 приводится РХП, построенная на основании этих данных. Заслуживает внимания, например, то, что наибольшее значение соответствует предъявлению сигнала в 90 % эпизодов. Обратившись к таблице, мы увидим, что количество удач, отложенное на ординате, составляет 0,95, а количество ложных тревог, отложенное на абсциссе, — 0,78. Если представить графически все данные табл. 2.7, обнаруживается определенная тенденция: точки ложатся на симметричную кривую, имеющую наклон влево. Если провести дополнительные эксперименты с использованием сигнала *той же интенсивности*, но с большей вероятностью ловушек, чем те, что представлены на рис. 2.5, соотношения попаданий и ложных тревог в них будет, без сомнения, отличаться от приведенного в табл. 2.7, отражая влияние смещения критерия β, но если их соответствующим образом обработать, они лягут *на* кривую рис. 2.5. Следовательно, конкретная РХП отражает способность наблюдателя обнаруживать сигнал определенной интенсивности, а это значит, что чувствительность наблюдателя постоянна во всех ее точках. Интенсивность сигнала и способность наблюдателя обнаруживать его не изменяются. А вот что действительно изменяется вследствие изменения уровня критерия наблюдателя β, так это соотношение попаданий и ложных тревог.

Мы старались привлечь внимание читателя к тому, что точки на кривой рис. 2.5 соответствуют сигналу постоянной интенсивности. Когда интенсивность сигнала увеличивается, его обнаружение облегчается; более интенсивному сигналу соответствует другая кривая. То же самое может быть сказано и о более слабом сигнале — ему тоже соответствует своя кривая. (Примеры разных РХП представлены на рис. 2.6.) Следовательно, РХП показывает, как изменение уровня критерия β наблюдателя (в данном случае — под влиянием изменения ожидания сигнала) влияет на соотношение попаданий и ложных тревог при постоянной интенсивности сигнала. Каждая РХП иллюстрирует влияние d' — чувствительности наблюдателя к сигналу постоянной интенсивности — *плюс* влияние уровня его критерия β.

Чувствительность: величина d'. На рис. 2.7 для наглядности представлены основные, принципиальные особенности РХП, показывающие, как ее кривизна отра-

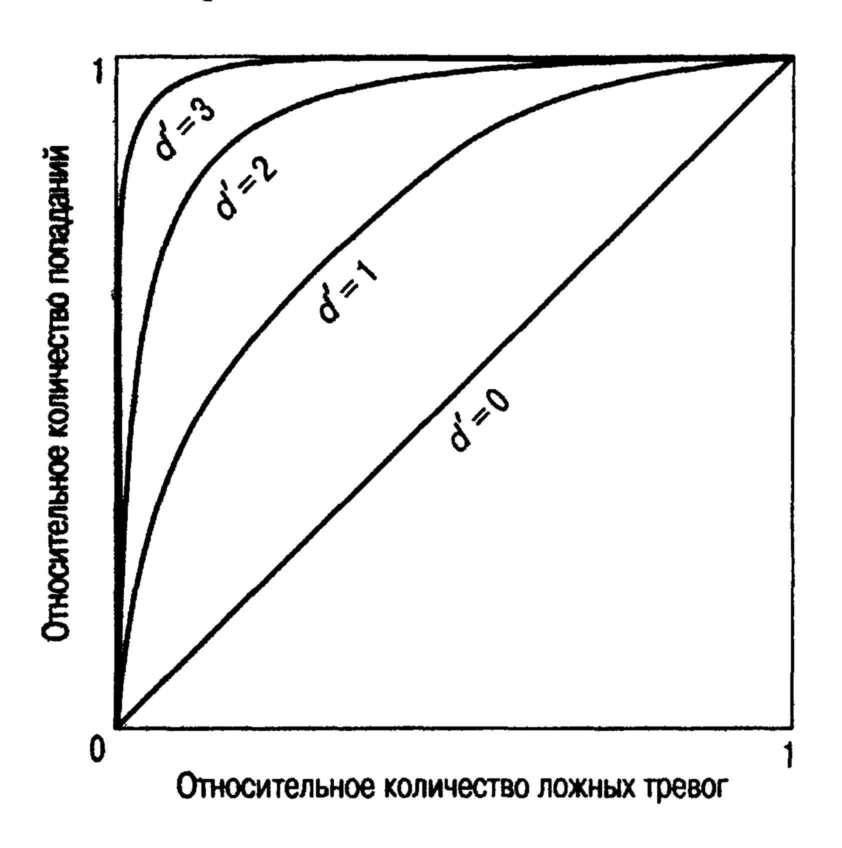


Рис. 2.6. РХП для трех сигналов различной распознаваемости

На абсциссе – относительное количество ложных тревог, на ординате – относительное количество попаданий Каждая кривая соответствует определенному уровню чувствительности к восприятию сигнала данной интенсивности. (Величина d' – количественное выражение чувствительности наблюдателя, описанной в тексте)



Рис. 2.7. Принципиальные особенности РХП
Лежащая под углом 45° диагональ искажения ответа соответствует случайному поведению наблюдателя, при котором количество попаданий равно количеству ложных тревог

жает чувствительность наблюдателя к сигналу и искажение его ответа, или влияние критерия (см. рис. 2.6). Выше уже отмечалось, что при увеличении интенсивности сигнал становится более распознаваемым и увеличивается наклон кривой влево. Чем слабее сигнал, тем ближе кривая к диагонали, лежащей под углом 45°. (Диагональ соответствует случайному поведению испытуемого, при котором количество попаданий и ложных тревог одинаково.) Иными словами, отклонение РХП влево от диагонали зависит исключительно от интенсивности сигнала и не зависит от искажения ответов испытуемого.

Степень наклона, или кривизна РХП, может быть рассчитана из соотношения попаданий и ложных тревог и является мерой чувствительности наблюдателя к сигналу определенной интенсивности (d'). На практике величину d' определяют как линейное расстояние данной РХП от диагонали. На рис. 2.6 приведены РХП для значений d', изменяющихся от 0 до 3. Чем выше d' (и чем более изогнута кривая), тем выше количество попаданий и тем меньше количество ложных тревог. Следовательно, чем выше значение d', тем более чувствителен наблюдатель к действию сигнала данной интенсивности и тем более распознаваем сам сигнал. Если пользоваться графическими терминами, то степень искривления РХП является мерой чувствительности испытуемого к сигналу, имеющему постоянную интенсивность. Разные значения d' разных людей (при условии, что речь идет о сигнале постоянной интенсивности) отражают их разную чувствительность к данному сигналу.

Описание способа расчета d' выходит за рамки данной книги. Однако важно понимать, что d' является мерой чувствительности наблюдателя к интенсивности сигнала, не зависящей от его критерия β, или искажения ответа. Для наглядности эта мысль может быть проиллюстрирована графическим изображением сенсорных эффектов, на основании которых построены РХП, представленные на рис. 2.6. Обратите внимание на то, что d' представляет собой линейное расстояние между двумя сенсорными распределениями, о которых шла речь в начале обсуждения ТОС, а именно распределений *Ш* и *СШ* (см. рис. 2.8). По мере увеличения интенсивности

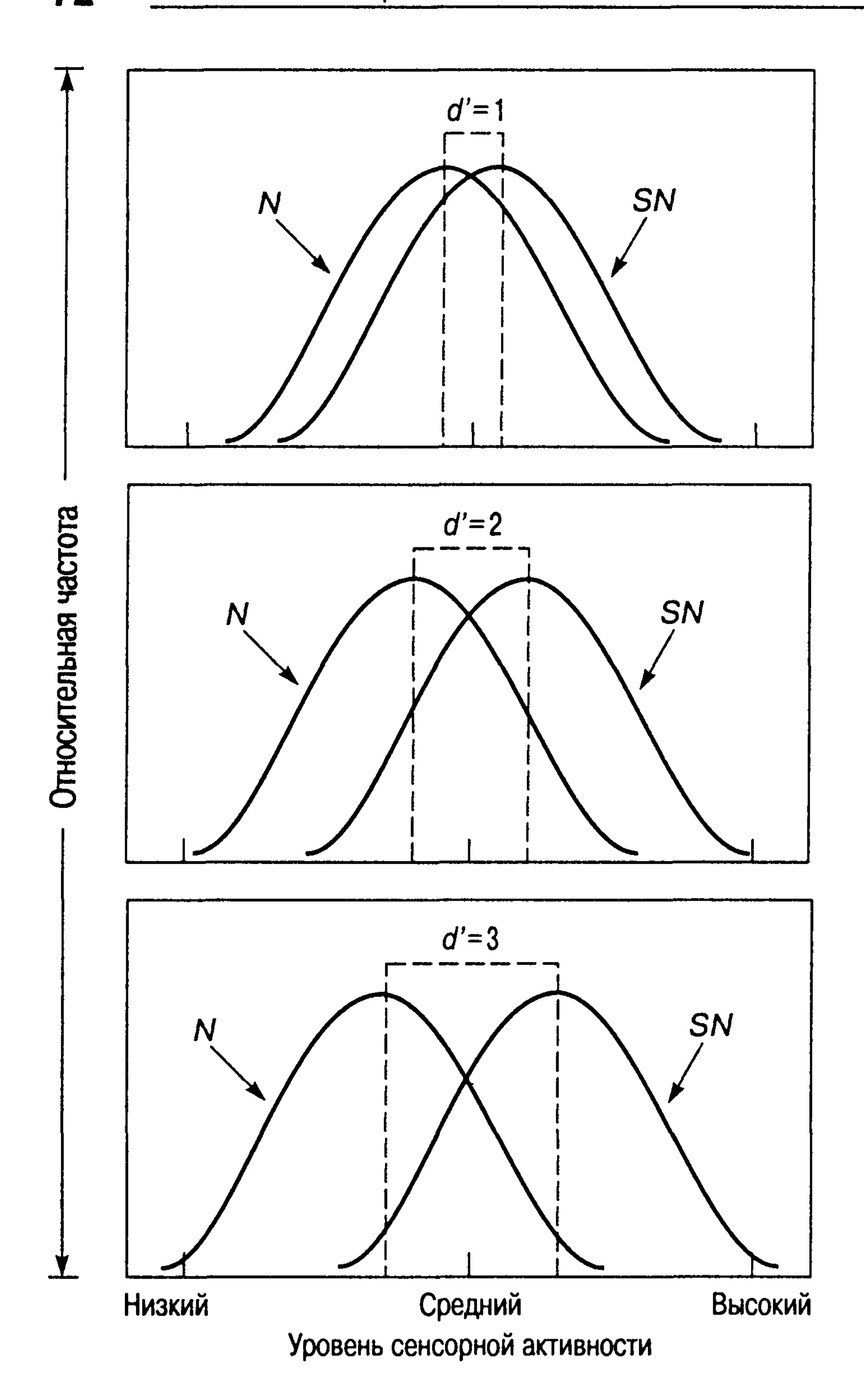


Рис. 2.8. Кривые распределения *Ш* и *СШ* для трех РХП, представленных на рис. 2.7 Значение *d'* изменяется в зависимости от смещения распределения *СШ* относительно распределения *Ш* и равно расстоянию между средними значениями *Ш* и *СШ*. Для *d'*= 0 кривые распределения *СШ* и *Ш* полностью совпадают. Следовательно, величина *d'* характеризует интенсивность сигнала и чувствительность к нему наблюдателя, не зависящую от искажения ответа

сигнала кривая распределения *СШ* смещается вправо от кривой распределения *Ш*. Напротив, если интенсивность сигнала мала, кривые распределений *Ш* и *СШ* располагаются очень близко друг к другу. Так, если *d'*= 1, кривые распределений *Ш* и *СШ* сравнительно близко примыкают друг к другу; сигнал относительно слаб, и поэтому его обнаружение затруднено. (Случайно оказалось, что для данных табл. 2.7, использованных при построении рис. 2.5, *d'*= 1). Напротив, при *d'*= 3 сигнал сравнительно интенсивен и его влияние на сенсорную систему весьма легко отделить от влияния шума. Следовательно, при увеличении интенсивности сигнала распределение *СШ* смещается еще дальше от распределения *Ш*, что приводит к увеличению значения *d'*. Иными словами, высокая величина *d'* свидетельствует о том, что сигнал интенсивен и/или что наблюдатель чувствителен к данному конкретному сигналу. А это значит, что *d'* является мерой чувствительности к сигналу, не зависящей от таких несенсорных факторов, как ожидания наблюдателя и другие подходы к принятию решений. Подводя некоторый итог, можно сказать: *d'* отражает возможность обнаружить сигнал данной интенсивности, что определяется исключительно чувствительностью наблюдателя.

Насколько релевантна эта информация? Мы начали с проблемы определения абсолютного порога, но для этого мы познакомились с психофизическим методом, который представляется весьма сложным и громоздким. Относительно обнаружения слабых сигналов в ТОС прежде всего отмечается, что даже простые, вполне заурядные эксперименты, такие как решение вопроса о наличии сигнала, вовсе не так точны, как мы думаем. Более того, ТОС позволяет исследователю делать то, чего не позволяет традиционный подход к порогам: оценивать влияние несенсорных искажающих факторов (критерия β) на принятие решений наблюдателем в ходе эксперимента по обнаружению сигнала. Как мы видели, решение наблюдателя о наличии или отсутствии сигнала зависит от его предыдущего опыта, который он привносит в выполнение задания, а также от его ожиданий, мотивации, внимания и, возможно, от других несенсорных психологических факторов. Может быть, самой сильной стороной ТОС является то, что она позволяет нам отделить сенсорную способность наблюдателя, имеющего дело с пограничным сигналом, от несенсорных искажений его ответа и оценить ее.

Все сказанное выше свидетельствует о том, что не существует одного-единственного, абсолютного стимула с минимальной обнаруживаемой — пороговой — величиной. Однако это вовсе не значит, что само понятие порога ощущений должно быть отброшено за ненадобностью. Более правильным будет признание того факта, что общее понятие порога включает в себя и описывает отношение величин, восприятие которых зависит от различных несенсорных внешних факторов и индивидуальных особенностей наблюдателя. На самом деле порог как статистическое среднее — очень полезное понятие, имеющее чрезвычайно широкое применение. Он делает возможным важную аппроксимацию энергетического интервала и пределов сенсорной системы. Мы считаем, что необходим осторожный подход к интерпретации данных, характеризующих порог; они скорее представляют собой статистические приближения, дающие представление о средней величине и/или об интервале значений, нежели точные энергетические величины.

Прежде чем завершить обсуждение понятия порога и проблем, связанных с его определением, нам следует рассмотреть дискуссионное утверждение о том, что сигналы, интенсивность которых лежит ниже уровня несомненного обнаружения, так называемые *подпороговые*, сигналы (стимулы), способны влиять на поведение наблюдателя и что степень этого влияния можно измерить.

Подпороговое восприятие

Как уже отмечалось выше, существуют пограничные условия стимуляции — например, когда уровень интенсивности сигналов очень невысок или когда время их действия невелико, при которых они не вызывают несомненной ответной реакции. Тем не менее возникает вопрос — могут ли эти незамеченные индивидуумами сигналы оказывать непрямое, но измеряемое влияние на их поведение? Этот общий и спорный вопрос можно сформулировать и более конкретно: возможно ли наблюдать последствия влияния, которое оказывает на поведенческие параметры *подпороговая* (буквально — лежащая ниже порога) стимуляция? Можно ли каким-нибудь образом обнаружить материю иначе, чем на уровне сознания? Иными слова-

ми — способна ли стимуляция, о которой наблюдатель *не подозревает,* все же оказать на него такое влияние, которое можно оценить?

Подпороговое восприятие — предмет большого числа теоретических и экспериментальных исследований, однако его валидность остается дискуссионной (Dixon, 1971; Duncan, 1985; Erdelyi, 1974; Smith & Rogers, 1994; Vokey & Read, 1985). Доказательства существования подпорогового восприятия получены многими экспериментаторами, и некоторые репрезентативные результаты будут рассмотрены ниже.

Установлено, что чрезвычайно быстро мелькающие картины, на которых представлены сцены, вызывающие положительные эмоции (например, котята, щенки, влюбленная пара, улыбающееся лицо) или отрицательные (например, труп или злое лицо), влияют на последующую оценку, казалось бы, нейтральных фотографий людей. Слайды, на которых изображены люди, предварительно воспринимавшие на подпороговом уровне оптимистические сцены, оценивались более положительно (оптимистично), чем фотографии тех же самых людей, сделанные после предъявления им негативных сцен (Krosnick et al., 1992; см. также: Greenwald et al., 1996; Murphy & Zajonc, 1993; Murphy et al., 1995).

Более того, доказано, что эмоциональные раздражители, предъявленные на подпороговом уровне, активируют кортикальные зоны, участвующие в восприятии раздражителей, воздействующих на эмоции (в эмоциональном опыте). Уолен и его коллеги (Whalen et al., 1998; Whalen, 1998) нашли, что хотя эмоциональные раздражители и воздействовали на испытуемых на подпороговом уровне (т. е. не осознавались ими), они тем не менее вызывали соответствующую реакцию той зоны коры головного мозга, которая обрабатывает информацию, получаемую от стимулов, воздействующих на эмоции. Более конкретно, в своих опытах Уолен воздействовал на испытуемых стимулами, вызывавшими определенные эмоции, — перед испытуемыми мелькали фотографии людей, чьи лица выражали счастье, — и этот сигнал воспринимался на подпороговом уровне. Несмотря на то что испытуемые даже не подозревали о демонстрации им фотографий счастливых людей, результаты, полученные с помощью ФМРТ, свидетельствовали об усилении активности миндалевидного тела (участка коры головного мозга внутри средней части височной доли, который обрабатывает информацию, получаемую от эмоциональных раздражителей), т. е. о непосредственной реакции на эмоциональные сигналы.

Известно, что *смысл* подпороговых сигналов может быть понятен наблюдателю даже в том случае, когда сами сигналы остаются не обнаруженными им (Fowler et al., 1981). В опытах Фаулера разные слова (например, «повар») мелькали на экране с такой скоростью, что наблюдатели не успевали прочитать их (т. е. предъявлялись в режиме вспышки). За этим следовало надпороговое предъявление двух слов (например, « печь» и «взгляд»). Испытуемым предстояло выбрать, а возможно, даже и отгадать, которое из двух предъявленных слов ближе по смыслу к промелькнувшему слову «повар», предъявленному на подпороговом уровне. Результаты экспериментов показали, что выбор, сделанный наблюдателями, слишком правилен, чтобы его можно было назвать случайным. Так, если «подпороговые» слова шли вслед за промелькнувшим, необнаруженным словом «повар», наблюдатели гораздо чаще выбирали слово «печь», чем слово «взгляд». Эти результаты

позволяют предположить, что такие семантические свойства, как смысл сигнала, предъявляемого на уровне, недостаточном для его обнаружения, в определенной мере воспринимаются и обрабатываются наблюдателем (см. также: Cheesman & Merikle, 1984).

Семантическая установка

Вторым способом демонстрации сублименального восприятия, аналогичным описанному выше, является способ, названный **семантической установкой** (*semantic priming*). Его суть заключается в том, что последовательно предъявляются два слова и смысл первого предопределяет восприятие второго. Так, представление слова «медсестра» может служить установкой для распознавания или узнавания слова, являющегося тест-объектом, — «доктор». Аналогично этому реакция наблюдателя на слово «доктор» (например, он называет его) наступает быстрее в том случае, когда его предъявлению предшествует предъявление установочного слова «медсестра», а не слова «ограда», не связанного с ним по смыслу. В эксперименте, проведенном Балотой (Balota, 1983), одной группе наблюдателей установочные слова предъявляли на подпороговом уровне (т. е. настолько быстро, что никто из наблюдателей не успевал прочитать их), а второй группе наблюдателей их предъявляли на надпороговом уровне. Для конкретного целевого слова (например, «ярд») установками служили как близкие по смыслу слова (например, «дюйм»), так и не связанные с ним (например, «печь») или просто бессмысленный набор символов (например, XXXX). Основной результат этого эксперимента заключается в том, что наблюдатели быстрее реагировали на конкретное тестовое слово в том случае, если ему предшествовала близкая по смыслу «затравка» (установка) (например, «дюйм — ярд»), чем в случае, когда установка не имела к нему никакого отношения (например, « печь — ярд»). Облегчающее задачу влияние семантической установки было обнаружено как в случае ее подпорогового, так и надпорогового предъявления. Установки не только облегчают восприятие слов и их значений. Так, Бар и Видерман (Bar & Viederman, 1998) установили, что фотографии разных предметов, предъявленные в режиме мелькания, а потому не идентифицированные наблюдателями, в дальнейшем, когда спустя 15 минут они снова промелькнули перед глазами наблюдателей, облегчили восприятие запечатленных на них предметов.

Отмечено также облегчение распознавания тест-объектов, достигаемое с помощью представляемых на подпороговом уровне сигналов — установок (Dehaene et al., 1998). Более того, применив томографию, авторы показали, что использование семантических установок действительно активирует определенные кортикальные зоны. А это значит, что достаточно сложные когнитивные процессы, влияние которых на активность мозга поддается измерению, могут протекать даже тогда, когда наблюдатель и не подозревает об этом.

Последнее, о чем хотелось бы сказать, это то, что облегчающее влияние семантических установок на распознавание слов не беспредельно. Гринвальд и его коллеги, используя метод семантических установок, показали, что, будучи предъявленными на подпороговом уровне, они действительно влияют на восприятие следующих за ними слов, являющихся тест-объектами, но это влияние нестабильно и кратковременно (Greenwald et al., 1996). Авторы нашли, что облегчающее вли-

яние установки на восприятие смысла тестового слова (стимульного материала, тест-объекта) эффективно лишь в том случае, если последнее появляется не позднее чем через 0,1 с после первого.

Таким образом, результаты изучения подпороговых семантических установок свидетельствуют о том, что стимул, о котором наблюдатель даже не подозревает, может влиять на его перцептивную активность (см.: Marcel, 1983). (Однако обратите внимание на то, что статус метода подпороговых семантических установок в известной мере дискуссионен (см.: Bernstein et al., 1989).)

Изложенное выше свидетельствует о том, что слабый, пограничный — подпороговый — сигнал может быть воспринят и зарегистрирован сенсорной системой и закодирован на уровне подсознания. Однако нет экспериментальных доказательств того, что подпороговое сенсорное стимулирование и сопровождающее его нейронное кодирование оказывают существенное воздействие на мысли и представления человека, способны заметно повлиять на его поведение или изменить его (Vokey & Read, 1985; Smith & Rodgers, 1994). Иными словами, доказательство существования подпорогового восприятия само по себе еще не означает, что при помощи подпороговых сигналов можно манипулировать людьми или заставлять их делать что-либо. Следовательно, высказываемые время от времени мысли о том, что рекламодатели способны навязывать покупателям ненужные товары, с научной точки зрения несостоятельны. Однако этот дискуссионный вопрос привлек внимание к различию между такими простыми процессами, как обнаружение и распознавание сигнала в лабораторных условиях, и более сложными реакциями, к которым относятся совершение покупки или выражение предпочтений.

Прежде чем завершить обсуждение подпорогового восприятия, приведем наводящее на размышления высказывание Диксона о его происхождении и роли:

> Можно поспорить с теми, кто считает, что оно (подпороговое восприятие) не является результатом эволюции. С эволюцией мозга, создавшей основу для сознательного восприятия, должен был эволюционировать и контрольный механизм, посредством которого эта новая система с ограниченными возможностями могла быть использована максимально эффективно. Теоретически этот контроль мог реализоваться двояко — либо за счет жесткого ограничения периферической сенсорной активности, либо за счет изменяющихся ограничений на проникновение в сознание. Очевидно, что с эволюционной точки зрения первая из этих альтернатив была менее ценной для выживания (Dixon, 1971, р. 321).

Дифференциальный порог (порог различения)

Дифференциальный порог, или порог различения — это минимальная разница между двумя сигналами, необходимая для того, чтобы они были восприняты как разные сигналы. Иными словами, это мера наименьшей обнаруживаемой разницы между двумя сигналами. Она преимущественно отвечает на следующий вопрос психофизики: насколько должны отличаться друг от друга два сигнала — предположим, два веса, два цвета, два звука или две текстуры, чтобы они были восприняты как разные раздражители?

На практике дифференциальный порог, так же как и абсолютный порог, описанный в начале данной главы, — это статистически определяемый параметр —

разница между величинами двух сигналов, как правило, сравнимых и стандартных, обнаруживаемая в 50 % случаев. Например, если два звука одинаковой или примерно одинаковой громкости следуют без перерыва один за другим, обычно слушатель не замечает разницы между ними. Однако если начать постепенно увеличивать разницу между двумя звуками, мы достигнем такой разницы в громкости, при которой в 50 % случаев она будет зафиксирована слушателем и найдет свое отражение в его ответе. Величина этой разницы интенсивностей и является дифференциальным порогом. (Если испытуемому запрещается отвечать, что два сигнала кажутся одинаковыми по величине, то в качестве статистического критерия дифференциального порога принимается различение стимулов, которое может быть обнаружено в 75 % случаев.) Следовательно, дифференциальный порог — это степень изменения физического сигнала, необходимая для того, чтобы вызвать **едва различимую разницу** в ощущениях (**ЕРР**). Например, если величина физического сигнала — предположим, звука, равна 100 единицам, и для того, чтобы разница в сигналах была обнаружена, ее нужно увеличить до 110, дифференциальный порог, соответствующий 1 ЕРР, равен 10 единицам (т. е. 110 минус 100).

Дифференциальный порог представляет собой меру способности наблюдателя отличить друг от друга два сигнала разной интенсивности и в качестве таковой измеряется в физических единицах. В отличие от него ЕРР — результирующая психологическая единица; она является единицей измерения субъективного опыта, или сенсорной величиной.

Закон (отношение) Вебера

Изучение дифференциального порога занимает заметное место в истории измерения ощущений (психофизики). В 1834 г. Эрнст Вебер, немецкий психолог, изучал способность наблюдателей выполнять задания, связанные с необходимостью различать сигналы. Он определил, что количественные изменения сигнала — увеличение или уменьшение его интенсивности, необходимое для того, чтобы второй сигнал был воспринят как отличный от первого, — пропорциональны абсолютной величине сигнала. Иными словами, он заметил, что определение разницы между интенсивностями двух сигналов — вопрос скорее относительного восприятия, нежели абсолютного. Так, Вебер нашел, что добавление одной свечи к шестидесяти горящим свечам приводит к обнаруживаемому увеличению яркости, а добавление одной свечи к ста двадцати горящим свечам — нет. Для достижения ЕРР при ста двадцати свечах нужны как минимум две свечи. Продолжив разбирать этот пример, мы найдем, что для заметного увеличения освещенности при трехстах горящих свечах понадобятся пять или больше свечей, если горят шестьсот свечей — десять и т. д.

Следовательно, вывод, к которому Вебер пришел более ста пятидесяти лет тому назад, заключается в следующем: чтобы два сигнала — независимо от их абсолютной величины или интенсивности — можно было отличить друг от друга, разница между ними должна быть *пропорциональна* их абсолютной величине. Интуиция подсказывает, что этот общий принцип относительности сенсорного опыта — зависимость обнаружения разницы между сигналами от их абсолютной величины, действительно имеет смысл. Так, хотя две капли воды будут без труда обнаружены, если их добавят к содержимому маленькой пробирки, те же самые две капли, ско-

рее всего, не вызовут никакого сенсорного эффекта, если их добавят к галлону воды. Точно так же мы легко обнаружим разницу между одним фунтом и двумя, но разницу между пятьюдесятью одним фунтом и пятьюдесятью двумя фунтами уловим с трудом, хотя разница между этими парами весов одна и та же — один фунт.

Мы рассказали о фундаментальном принципе относительной сенситивности (чувствительности), известном как **закон, или отношение, Вебера,** который(ое) выражается следующей формулой:

$$\Delta I/I = k,$$

где I — интенсивность сигнала, соответствующая порогу чувствительности, ΔI — величина дифференциального порога, или инкремент интенсивности, который, будучи добавлен к интенсивности сигнала I, вызывает ЕРР (т. е. инкремент изменения чувствительности), и k — константа, зависящая от того, чувствительность какой сенсорной системы определяется.

Это уравнение свидетельствует о том, что отношение (k) минимально обнаруживаемого инкремента интенсивности (ΔI) (в бесконечном ряду разных значений интенсивности) к интенсивности исходного сигнала (I) постоянно. Следовательно, закон Вебера отражает соотношение, в соответствии с которым должна измениться интенсивность стимула, чтобы это изменение можно было обнаружить (чтобы оно вызвало ЕРР), а k — константа для сигналов определенного рода, таких как яркость, громкость и вес. В примере с яркостью свечей значение ΔI для 60, 120, 300 и 600 зажженных свечей будет равно 1, 2, 5 и 10, и отношения Вебера будут соответственно равны $^1/_{60}$, $^2/_{120}$, $^5/_{300}$ и $^{10}/_{600}$, т. е. все они равны между собой и равны $^1/_{60}$. Следовательно, в общем виде, определение значения k — это определение соотношения интенсивности сигналов, вызывающего ЕРР.

В табл. 2.8 представлены типичные отношения Вебера для разных сенсорных систем.

Таблица 2.8

Типичные отношения Вебера для разных сенсорных систем

Параметр	Отношение Вебера
Вкус (соль)	0,083
Яркость	0,079
Громкость	0,048
Вибрация (ощущаемая кончиками пальцев)	0,036
Длина линии	0,029
Тяжесть	0,020
Электрический ток	0,013

Примечание: для упрощения отношения Вебера выражаются десятичными дробями. Например, «тяжесть», 0,020, выраженная в виде отношения, равна $^1/_{50}$ (или 2 %). Чем меньше отношение Вебера, тем меньше изменение интенсивности сигнала, воспринимаемое как ЕРР. *Источник*: Teghtsoonian (1971).

Обратите внимание на то, что отношение Вебера изменяется в широких пределах: для соленого вкуса оно высоко и равно 0,083 (8,3 %), а для электрического тока — всего лишь 0,013 (1,3 %). В случае ощущения веса отношение Вебера равно

0,02, или 2/100, а это значит, что для получения ЕРР необходимо увеличить исходный вес на 2 %. Следовательно, чтобы разница стала ощутимой, к стограммовому весу нужно добавить 2 г, к двухсотграммовому — 4 г, а к килограммовому — 20 г.

Величина отношения Вебера характеризует общую чувствительность данной сенсорной системы к сигналам разной интенсивности. Вспомните, что чем меньше отношение, тем меньше едва различимая разница между сигналами, следовательно, тем больше чувствительность к разнице в интенсивности сигналов. Данные, представленные в табл. 2.8, свидетельствуют о том, что люди менее чувствительны к разнице во вкусовых ощущениях и в освещенности (изменение — 8,3 % и 7,9 %) и наиболее чувствительны к разнице электрических разрядах и тяжести (изменение 1,3 % и 2 % соответственно).

Насколько точным показателем является отношение Вебера? Вообще оно достаточно валидно для сигналов, интенсивность которых варьирует в широких пределах, включая большинство из тех сигналов, с которыми мы сталкиваемся в повседневности, однако для очень слабых и очень интенсивных сигналов оно уже значительно менее валидно, и последнее утверждение справедливо для всех сенсорных систем. Мы полагаем, что в широком интервале средних значений интенсивности отношение Вебера является полезным критерием способности различать два сигнала. Однако оно имеет не только чисто прикладное значение; закон Вебера сыграл важную роль в измерении ощущений и является одним из самых широких эмпирических обобщений в истории экспериментальной психологии. Более того, он явился основой для количественной оценки связи между физическим раздражителем и сенсорным опытом (ощущением), и в первую очередь — для анализа, выполненного Г. Т. Фехнером.

Закон Фехнера

В 1860 г. Густав Теодор Фехнер опубликовал свой труд «Элементы психофизики»(G. N. Fechner, *The Elements of Psychophysics*) — работу, которой было суждено оказать огромное влияние на количественную оценку ощущений и восприятия. Основная мысль Фехнера заключалась в том, что между ментальным опытом — ощущением — и физическим раздражителем существует количественная связь. Он пытался вывести формулу, связывающую эти две величины, разработав численную шкалу ощущений, характеризующую данную сенсорную систему. Работа Фехнера завершилась созданием важного уравнения, отражающего зависимость интенсивности ощущения от величины физического сигнала. Он предположил, что дифференциальный порог (ΔI), вызывающий ЕРР, может быть использован в качестве стандартной единицы измерения для величины субъективного ощущения. (Вспомните, что дифференциальный порог характеризует дифференциальное изменение интенсивности раздражителя, соответствующее ЕРР.) Фехнер попытался создать шкалу, связывающую субъективный опыт — ощущения — (в единицах ЕРР) с изменениями интенсивности сигнала (в единицах ΔI). Он начал с предположения, что для данной сенсорной системы все ЕРР являются субъективно равными единицами ощущения. Это значит, что субъективные впечатления о разнице между двумя сигналами, отделенными друг от друга одной ЕРР, одинаковы для двух сигналов

любой интенсивности. Следовательно, если взять два сигнала, расположенных на участке низкой интенсивности шкалы интенсивности и отделенных друг от друга одной ЕРР, ощущение разницы между ними будет точно таким же, как ощущение от разницы между двумя сигналами, расположенными на той же шкале на участке высокой интенсивности и тоже разделенными одной ЕРР. Иными словами, в соответствии с представлениями Фехнера каждая ЕРР независимо от места расположения на шкале интенсивности равна любой другой ЕРР.

Вспомните, что в соответствии с отношением Вебера данная ЕРР увеличивается пропорционально увеличению интенсивности сигнала (т. е. поскольку $\Delta I/I$ – константа, по мере увеличения I соответственно должна увеличиваться и ΔI). Это значит, что если базовая интенсивность низка, дифференциал, необходимый для того, чтобы возникла ЕРР, соответствует ей и тоже мал. Напротив, если начальная интенсивность высока, дифференциал, необходимый для возникновения ЕРР, относительно велик. Иными словами, в начале шкалы интенсивности два сигнала, разделенные одной ЕРР, будут располагаться рядом и их интенсивности будут различаться мало, в конце шкалы два сигнала, разделенные одной ЕРР, будут весьма существенно отличаться друг от друга по интенсивности. Эта взаимосвязь между ощущением и стимуляцией графически представлена на рис. 2.9.

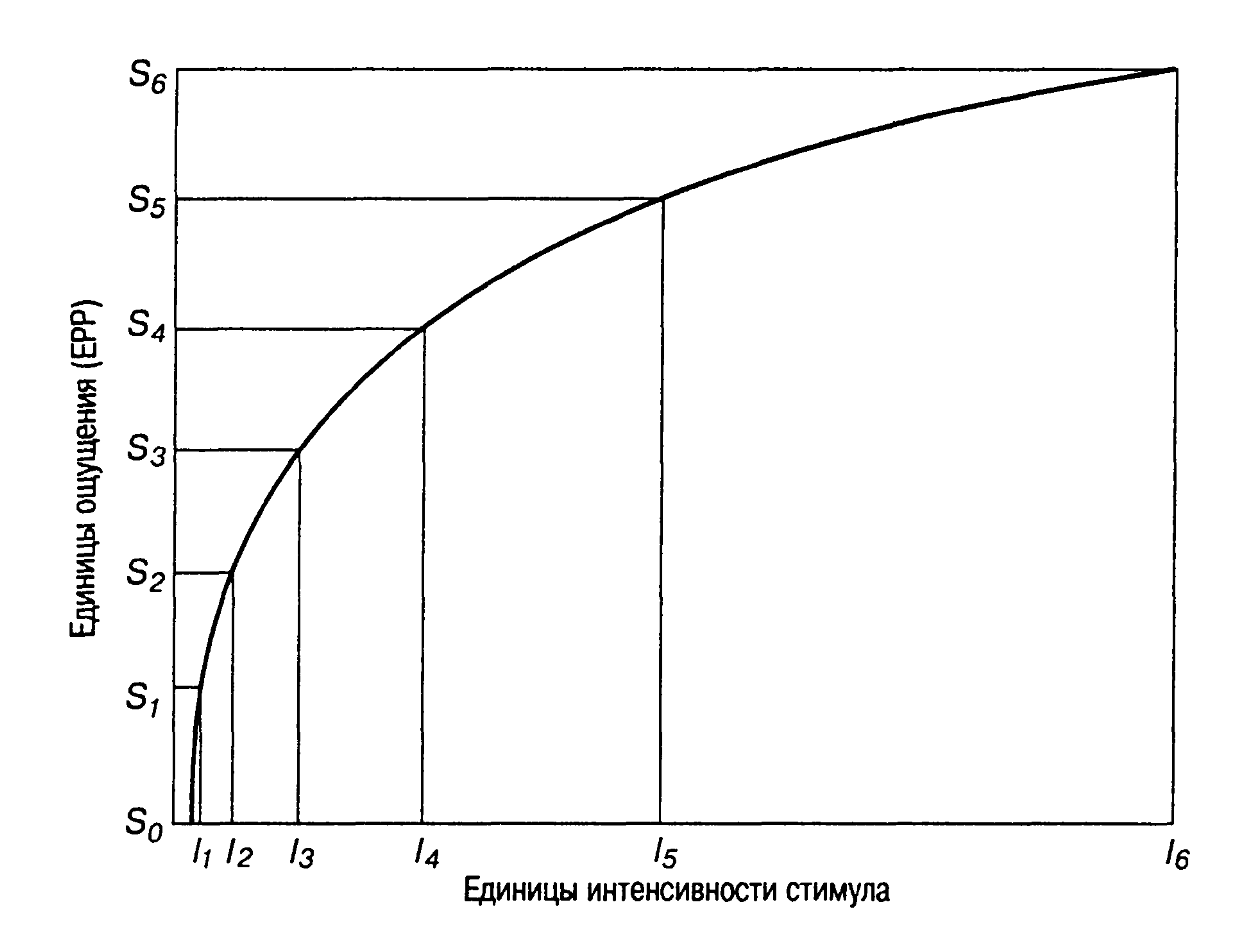


Рис. 2.9. Связь между ощущением и стимуляцией, как ее трактует закон Фехнера

Обратите внимание на то, что по мере увеличения интенсивности сигнала для того, чтобы разницы между единицами измерения ощущений (S) оставались равными, требуется все более значительная разница между единицами измерения интенсивности (I). Иными словами, в то время как ощущение увеличивается равномерно (в арифметической прогрессии), соответствующее увеличение интенсивности сигнала происходит физически неравномерно, но пропорционально (в геометрической прогрессии). Связь между величинами, одна из которых изменяется в арифметической прогрессии, а вторая – в геометрической, выражается логарифмической функцией. Следовательно, $S = k \log I$. (*Источник:* J. P. Guilford, *Psechometric Methods*, New York: McGraw-Hill, 1954)

Если справедливо, что все ЕРР психологически равны, то из этого следует, что по мере равномерного увеличения шкалы ощущений (каждое последующее значение больше предыдущего на одну и ту же величину) расстояние между точками на шкале интенсивности сигнала увеличивается на неравные, но пропорциональные отрезки. Как следует из рис. 2.9, для получения соответствующего ощущения требуется все более и более интенсивный сигнал. Пользуясь количественными терминами, можно сказать, что в то время как количество единиц ощущения (т. е. ЕРР) возрастает в арифметической прогрессии (ордината), интенсивность сигналов возрастает в геометрической прогресии (абсцисса).

Связь между двумя переменными, одна из которых изменяется в арифметической прогрессии (ощущение), а вторая — в геометрической (интенсивность сигнала), выражается логарифмическим уравнением. Связь между ощущением, изменяющимся в арифметической прогрессии, и интенсивностью, изменяющейся в геометрической прогрессии, выражается логарифмическим уравнением, известным под названием **закона Фехнера.** Иными словами, величина ощущения является логарифмической функцией сигнала, или

$$S = k \log I,$$

где S — величина ощущения, $\log I$ — логарифм физической интенсивности сигнала и k — константа, отражающая отношение Вебера для данного сенсорного параметра.

Эта логарифмическая зависимость показывает, что ощущение увеличивается медленнее, чем интенсивность сигнала; по мере увеличения интенсивности сигнала для достижения одного и того же сенсорного эффекта требуется все большая и большая его интенсивность. Иными словами, для достижения равных сенсорных эффектов требуются все более и более значительные увеличения интенсивности сигнала.

Насколько применим закон Фехнера для описания связи между ощущением и интенсивностью сигнала? Так же как и закон Вебера, на котором он основан, закон Фехнера достаточно надежен при многих условиях, но его действие ограничено, и он лучше всего служит для аппроксимации связи между величиной ощущения и интенсивностью сигнала. Основное допущение закона Фехнера о том, что все ЕРР равны, не бесспорно. Например, в соответствии с этим допущением звук, интенсивность которого на 20 ЕРР превышает абсолютный порог, должен быть в два раза громче того звука, интенсивность которого превышает звуковой порог на 10 ЕРР (ибо один содержит в два раза больше единиц ЕРР, чем другой). В действительности, однако, звук, интенсивность которого превышает порог на 20 ЕРР единиц, не в два раза, а гораздо громче того звука, интенсивность которого превышает порог на 10 ЕРР единиц. Следовательно, нельзя говорить о том, что эффект всех ЕРР для данного сенсорного параметра одинаков.

Степенной закон Стивенса

Фехнер создал психофизическую шкалу ощущений, основанную на дифференциальном пороге и постоянстве фракции Вебера для определенного сенсорного параметра. Спустя примерно сто лет С. С. Стивенс разработал другую психофизиче-

скую шкалу, основанную на иных допущениях. Стивенс предположил, что связь между величиной ощущения и интенсивностью сигнала не описывается логарифмической функцией. Одна из статей Стивенса, посвященная критическому анализу уравнения Фехнера, имела многозначительное название «Отдадим должное Фехнеру и отменим его закон» (Stevens, 1961a). Стивенс утверждал, что возможна непосредственная оценка ощущений, для этого нужно лишь использовать определенные методы, позволяющие наблюдателям «переводить» свои ощущения на язык чисел.

В соответствии с самым распространенным из этих методов, названных **методом определения величины**, наблюдателю предъявляют стандартный сигнал, называемый **модулем**, например свет или звук средней интенсивности, и просят присвоить ему численное значение, предположим, 10 или 100. Затем наблюдателю поочередно предъявляют в случайной последовательности разные сигналы, отличающиеся друг от друга только по одному параметру, допустим, по физической интенсивности. Каждому из этих сигналов наблюдатель присваивает численное значение, выражая тем самым свою оценку того, насколько этот сигнал отличается от стандартного (модуля). По существу, наблюдатель непосредственно определяет величину ощущения, вызываемого каждым сигналом, и присваивает ему численное значение. Рассмотрим в качестве примера эксперимент со звуками и модулем, которому присвоено значение 100. Если наблюдатель услышит звук, в два раза более громкий, нежели модуль, он присвоит ему число 200, если звук будет в два раза слабее — 50, если в четыре раза слабее — 25 и т. д. Иными словами, наблюдатель попытается связать зафиксированную им интенсивность каждого сигнала с тем числом, которое изначально было присвоено модулю. После выполнения задания физические интенсивности предъявленных наблюдателю сигналов можно сопоставить с присвоенными им численными значениями. Результатом такого сопоставления становится шкала громкости.

Используя подобные методы, Стивенс и его многочисленные последователи нашли уравнение, описывающее связь между величиной сигнала и величиной вызываемого им ощущения, названное степенным **законом.** В соответствии с этим законом величина сенсорного, или субъективного, ощущения возрастает пропорционально физической интенсивности сигнала, возведенной в степень. Иными словами, величина ощущения равна физической интенсивности, возведенной в степень:

$$S = kI^b,$$

где S — ощущение, k — константа (фактор шкалы, отражающий выбор единиц измерения параметра, вызывающего ощущения, например, дюймы, граммы, амперы), I — интенсивность стимула и b — показатель степени, в которую возводится интенсивность, постоянный для данного сенсорного параметра.

Необходимо подчеркнуть два обстоятельства: 1) экспонента уравнения (b) отражает связь между интенсивностью сигнала и величиной ощущения и 2) каждому сенсорному параметру — яркости, громкости и т. д. — соответствует своя собственная экспонента (b). Некоторые сенсорные параметры, подчиняющиеся степенному закону, и их экспоненты представлены в табл. 2.9.

Таблица 2.9

Типичные экспоненты (*b*) степенно́й функции, выражающей зависимость между стимуляцией и ощущением

Параметр	Измеренная экспонента (*b*)	Условия стимуляции
Громкость	0,6	Оба уха
Яркость	0,33	Маленький стимул в темноте
Запах	0,55	Кофе
Вкус	1,3	Сахароза
Вкус	0,8	Сахарин
Вкус	1,3	Соль
Температура	1,0	Охлаждение руки
Температура	1,6	Согревание руки
Вибрация	0,95	60 Гц (на палец)
Продолжительность	1,1	Белый шум
Давление на ладонь	1,1	Статическое усилие, приложенное к коже
Тяжесть	1,45	Поднятие тяжестей
Сжимание пальцев	1,7	Ручной динамометр
Электрический шок	3,5	Пропускание тока через пальцы
Шероховатость на ощупь	1,5	Поглаживание грубой ткани
Твердость на ощупь	0,8	Сжимание резины
Визуальное восприятие длины	1,0	Проекция линии

Источник: Stevens (1961b, 1970, 1975).

Следовательно, опираясь на степенной закон, можно доказать, что восприятие одних ощущений отличается от восприятия других в той же мере, в какой величина ощущения изменяется при изменении интенсивности сигналов. Например, при использовании метода определения величины для оценки длины линии экспонента в уравнении практически равна 1,00, и оно упрощается, превращаясь в $S = kI$. Это значит, что кажущаяся длина увеличивается прямо пропорционально физической длине. Подобная связь между ощущением (или физиологической величиной) и величиной сигнала графически может быть представлена прямой или кривой линией, которая описывается **степенно́й функцией.** Связь между ощущением и стимулированием, в случае когда речь идет, например, о восприятии длины, описывается прямой, выходящей из точки пересечения координат под углом 45° (рис. 2.10). Линейная зависимость означает, что линия длиной 10 дюймов кажется в два раза длиннее той, длина которой равна 5 дюймам, и в два раза короче той, длина которой — 20 дюймов. Для ощущения яркости в соответствии с данными, полученными методом прямого определения величины, экспонента равна примерно 0,33. Если зависимость между величиной сигнала и сенсорной, или психологической, величиной выразить графически так, как это сделано на рис. 2.10, получится вогнутая кривая. Это значит, что яркость (сенсорный параметр) увеличивается значительно медленнее, чем интенсивность света, т. е. имеет место *компрессия* (*сжатие*) сен-



Рис. 2.10. Степенные функции, выражающие связь между ощущением (психологической величиной) и интенсивностью сигнала (физической величиной)

Форма степенной функции определяется ее экспонентой: если экспонента больше 1, кривая выпуклая, если меньше 1 – вогнутая. Так, для электрического тока и яркости зависимости ощущений от интенсивности сигнала выражаются кривыми, имеющими разные формы, поскольку их экспоненты (*b*) равны 3,5 и 0,33 соответственно. Степенная функция для кажущейся длины – практически прямая линия, ибо ее экспонента близка к 1,00. Единицы, отложенные на координатных осях данного рисунка, – условные и выбраны произвольно, чтобы показать одновременно все возможные формы кривых. (*Источник*: S. S. Stevens, *Psychophysics of Sensory Function*, в кн.: W. A. Rosenblith (ed.), *Sensory Communication*, 1961)

сорного параметра, или параметра ответа. Так, чтобы увеличить в два раза ощущение яркости, требуется значительно большее, нежели двукратное, увеличение интенсивности источника света.

Экспериментальное подтверждение

Компрессия (сжатие) ответа

С помощью двух 60-ваттных лампочек очень легко доказать, что двукратное увеличение интенсивности источника света не приводит к двукратному увеличению ощущения яркости. В любой комнате, в которой нет других источников света, включите одну лампочку. Вы получите сигнал, интенсивность которого соответствует 60 ваттам. Не глядя непосредственно на лампочку, оцените яркость. Затем включите вторую. При этом физическая интенсивность света удвоится и станет соответствовать 120 ваттам. Однако ваши собственные ощущения будут отнюдь не в два раза сильнее. Иными словами, комната не будет казаться в два раза более освещенной, хотя интенсивность света увеличилась именно в два раза. Это и есть компрессия (сжатие) ответа. На самом деле для двукратного увеличения яркости требуется восьмикратное увеличение интенсивности источника света.

В отличие от яркости экспонента электрического шока, вызванного пропусканием тока через палец, равна примерно 3,5, и, как следует из рис. 2. 10, его степенная функция описывается выпуклой кривой. Понятно, что даже несильный элект-

рический ток при соприкосновении с кончиком пальца вызывает заметный сенсорный эффект (разумеется, он также может вызвать и боль). В данном случае мы наблюдаем экспансию сенсорного параметра. Увеличение в два раза силы тока, пропускаемого через кончик пальца, вызывает более значительное, нежели двукратное, увеличение ощущения (оно увеличивается более чем в 10 раз). Это явление называется *экспансией ответа.*

Вообще, и кривизна степенно́й функции, и характер зависимости увеличения сенсорного параметра от интенсивности стимула зависят от экспоненты. Уравнение, экспонента которого близка к 1,00, описывается прямой линией. Если экспонента больше единицы, уравнение описывается выпуклой кривой, что соответствует экспансии ответа. Если экспонента меньше единицы, уравнение описывается вогнутой кривой, и наблюдается компрессия ответа. Однако удобство степенны́х функций заключается в том, что если на обеих координатных осях отложить логарифмы — на одной логарифм интенсивности сигнала, а на другой логарифм сенсорной, или психологической, величины (для этого обычно используется определенным образом разграфленная бумага) то появляются прямые линии, углы наклона которых (степень крутизны) равны экспонентам *b*. Иными словами, если вместо значений интенсивности сигнала и величины, характеризующей ощущения, отложить на координатных осях их логарифмы, кривизна линий, описывающих уравнения, исчезает, а углы наклона прямых линий соответствуют значениям экспо-

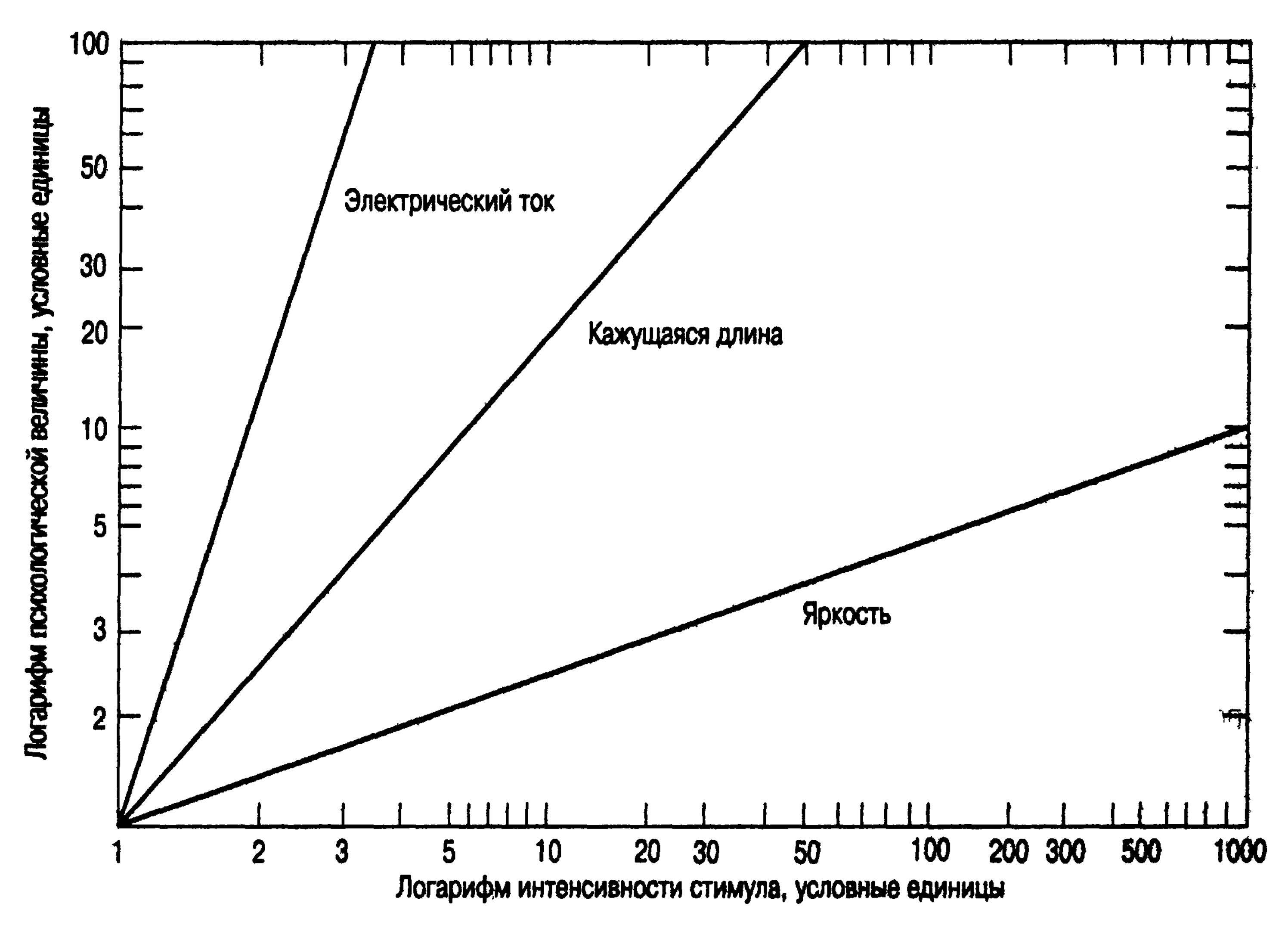


Рис. 2.11. Степенны́е функции, отложенные в логарифмических координатах

Будучи представленными в логарифмических координатах, кривые рис. 2.10 превращаются в прямые линии. Угол наклона прямой равен экспоненте степенно́го уравнения, описывающего силу ощущения (психологическую величину) (*Источник*: S. S. Stevens, *Psychophysics of Sensory Function*, в кн.: W. A. Rosenblith (ed.), *Sensory Communication*, 1961)

нент в уравнении Стивенса. Именно поэтому, как следует из рис. 2.11, на котором кривые рис. 2.10 представлены в координатах log — log, различия в кривизне превращаются в разные углы наклона. В координатах log — log высокая экспонента ощущения, вызываемого электрическим током, дает угол наклона, превышающий 45°, экспонента яркости — острый угол, который менее 45°, а линейная функция для кажущейся длины прямой идет под углом 45°, и ее наклон равен 1,00.

Степенной закон Стивенса доказал свою полезность для психологии, поскольку практически любой сенсорный параметр — в тех пределах, в которых наблюдатели могут надежно присвоить численные значения своим субъективным впечатлениям, или ощущениям, — может быть легко шкалирован. Число сторонников степенного закона, согласных с тем, что он является валидным отражением связи между субъективным опытом (ощущением) и физической интенсивностью, растет.

Относительность психофизических выводов

Любой сигнал редко воспринимается изолированно; исключение, возможно, составляют лишь специально созданные, определенные лабораторные условия. А это значит, что на восприятие сигнала могут влиять и связи, существующие между ним и его контекстом, или фоном. Например, центральная горизонтальная линия, представленная на рис. 2.12, *а*, кажется немного короче, чем та, что изображена на рис. 2.12, *б*, но физически эти две линии равны между собой. Они расположены таким образом, что их равенство должно было бы быть очевидным, однако центральная линия рис. 2.12, *б* все же кажется длиннее. Квадраты, ограничивающие обе центральные линии, влияют на восприятие их длины и приводят к его искажению. А это значит, что нельзя ни пренебрегать *контекстом* — влиянием на восприятие сигнала обстановки, предшествующей ему или создающейся впоследствии, ни недооценивать это влияние. (Исчерпывающее описание этой проблемы общего характера читатель найдет в Helson, 1964.)

Сказанное выше отражает общий принцип восприятия, а именно: восприятие сигналов зависит не только от непосредственной сенсорной информации, которую они несут в себе, такой, например, как размер, форма, положение в пространстве и цвет, но также и от контекста, в котором они возникают. Иными словами, на восприятие конкретного сигнала влияют все фоновые раздражители, включая те, что предшествовали ему, а в некоторых случаях и те, что возникли после него.

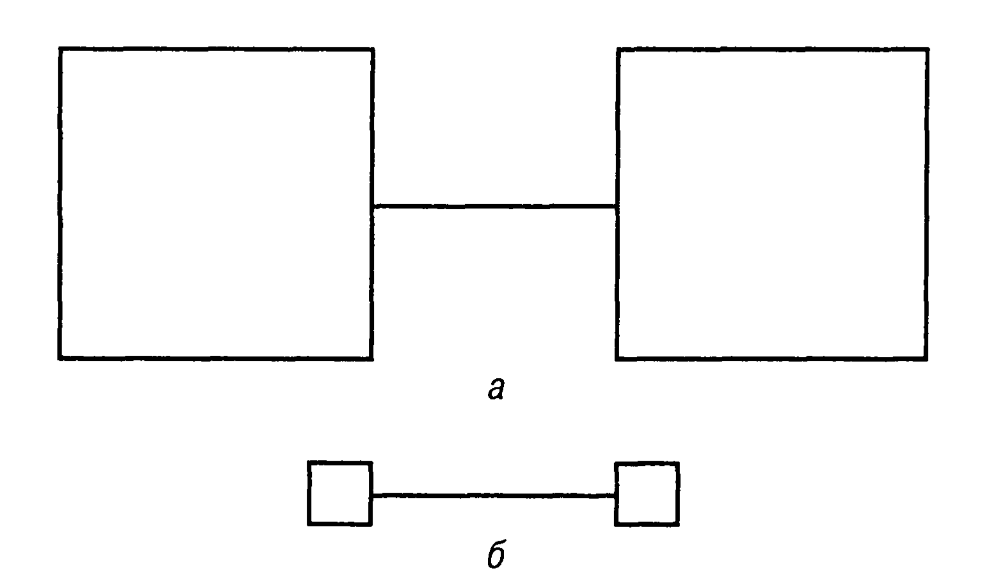


Рис. 2.12. Влияние контекста на кажущуюся длину

Центральные линии *а* и *б* равны, но благодаря особенностям контекста – разновеликим квадратам, ограничивающим их, – линия *б* кажется длиннее. (Это явление называется иллюзией Болдуина)

Интересно отметить, что это явление характерно не только для людей. Известно, например, что контекст и эффект контрастов влияют и на некоторые формы практического поведения крыс (Flaherty, 1982; Flaherty & Grigson, 1988). Одной из впечатляющих форм проявления подобной относительности следует признать *последствия негативного контраста*. Так, одна группа крыс в течение какого-то времени получала щедрое вознаграждение (сильно подслащенную воду), а затем была лишена его и стала получать менее сладкую воду. Животные, чье вознаграждение было уменьшено, начали вести себя менее активно, чем те, которые входили в контрольную группу и всегда получали только не очень сладкую воду. Следовательно, *контраст* между двумя уровнями вознаграждения для «наказанной» группы животных усилил эффект от уменьшения содержания сахара в воде, что и привело к изменению поведения. Все дело в том, что после очень сладкого раствора менее сладкий показался им еще менее сладким, чем был в действительности.

Выводы

В этой главе изложены некоторые из принципиальных дискуссионных вопросов *психофизики*, изучающей связь между физической стимуляцией и субъективным опытом (ощущением). С этой целью были описаны концепции абсолютного и дифференциального порогов, включая и общие методы их определения. Абсолютный порог (или абсолютный лимен) был определен как минимальное количество энергии, необходимое для того, чтобы сигнал можно было обнаружить. Однако само существование абсолютного порога было поставлено под сомнение, ибо множество факторов делают несостоятельным понятие единственной, неизменной величины обнаруживаемого сигнала.

Идея абсолютного порога была подвергнута критике и при обсуждении теории обнаружения сигнала (ТОС). ТОС обращает основное внимание на то, что когда наблюдатель оказывается перед необходимостью обнаружить пограничный или очень слабый сигнал, на его решение относительно того, присутствует этот сигнал или нет, влияет ряд таких несенсорных факторов, как внимание, ожидания и мотивация, и они способны исказить его ответ. Мы рассказали также и о том, что ТОС позволяет выделить и оценить влияние на поведение наблюдателя двух факторов — сенсорной способности и психологических параметров несенсорного характера.

В этой главе также было рассмотрено и противоречивое понятие — подпороговое восприятие: обнаружение сигнала, величина которого лежит ниже уровня сознательного восприятия. Обсуждены результаты некоторых экспериментов, показавших, что стимуляция, непосредственно не обнаруживаемая наблюдателем, влияет на его поведение, и степень этого влияния можно измерить. Сформулирован вывод о том, что при некоторых условиях может быть достигнута сублименальная стимуляция, регистрируемая наблюдателем, и что она может влиять на обнаружение, или распознавание, последующего сигнала.

Дифференциальный порог (порог различения) был определен как степень изменения в интенсивности сигнала, необходимая для того, чтобы можно было обнаружить разницу между двумя сигналами. Это определение привело нас к обсуж-

дению отношения (закона) Вебера, смысл которого заключается в том, что степень изменений в сигналах, необходимая для того, чтобы они были восприняты как разные, пропорциональна их интенсивности. Затем мы изложили суть работ Фехнера, явившихся дальнейшим развитием работ Вебера. Фехнер предложил уравнение, описывающее связь ощущения и стимуляции. Из этого уравнения следует, что величина ощущения пропорциональна логарифму физической интенсивности сигнала. Несмотря на то что общая валидность как отношения Вебера, так и особенно уравнения Фехнера подвергалась сомнению, они оказали заметное влияние на подход к измерениям в психофизике.

Альтернативой закону Фехнера в том, что касается измерения психологических параметров при помощи шкал, является степенной закон Стивенса. В соответствии с этим законом, для многих сенсорных и перцептивных явлений характерна степенная зависимость между стимулированием и ощущением, т. е. ощущение возрастает пропорционально стимулу, возведенному в степень. Подобное математическое выражение зависимости между ощущением и стимулированием было с успехом использовано в разных разделах психологии.

В конце главы мы отметили, что на оценку сигналов влияет окружающая обстановка. Выводы, к которым приходят при выполнении психофизических заданий, относительны и принимаются под влиянием контекста, в котором возникает сигнал. Общий перцептивный принцип заключается в том, что восприятие сигнала зависит не только от абсолютных, сиюминутных, факторов, но и от взаимосвязи сигнала с контекстом, в котором он появляется. Иными словами, восприятие сигнала во многом зависит от того, что ему предшествует, что следует за ним и что служит для него фоном.

Ключевые слова

Абсолютный порог (абсолютный лимен)
Дифференциальный порог (порог различения)
Едва различимая разница (ЕРР)
Закон (отношение) Вебера
Закон Фехнера
Искажение ответа
Кривые рабочей характеристики приемника (РХП)
Критерий β
Ложная тревога
Метод границ (метод минимальных изменений)
Метод постоянных раздражителей
Метод средней ошибки
Модуль
Надпороговое восприятие
Определение величины
Подпороговое восприятие
Попадание
Порог
Правильное отрицание
Промах
Психофизика
Психофизические методы
Семантическая установка
Сигналы
Степенная функция
Степенной закон
Теория обнаружения сигнала (ТОС)
Чувствительность
Шум
Эпизоды-ловушки

Вопросы для проверки усвоения материала

1. Какова роль психофизики? Какую информацию о состоянии субъективного опыта могут дать психологам психофизические методы?
2. Что такое абсолютный порог? Как его можно определить (измерить)? Перечислите основные методы определения абсолютного порога.
3. Перечислите известные вам альтернативы понятия «абсолютный порог».
4. Что такое теория обнаружения сигнала? Какова ее связь с традиционным представлением об абсолютном пороге?
5. Как методы обнаружения сигнала учитывают при оценке чувствительности наблюдателя критерий β, руководствуясь которым он принимает решение, и различные несенсорные факторы?
6. Перечислите факторы, влияющие на принятие наблюдателем решения о том, присутствует сигнал или нет.
7. Что подразумевается под стратегией принятия решения, которую использует наблюдатель при выполнении типичного задания, связанного с обнаружением сигнала?
8. Каков физический смысл величины d'? Как он иллюстрируется кривой рабочей характеристики приемника (РХП) ? Какие факторы увеличивают вероятность попадания или ложной тревоги?
9. Что такое подпороговое восприятие и как можно доказать его существование? Какое отношение к подпороговому восприятию имеет изучение семантических установок? В чем противоречивость понятия «подпороговое восприятие»?
10. Что такое дифференциальный порог (порог различения) и как можно доказать его существование? Какова связь между ним и способностью наблюдателя различать сигналы? Как интенсивность наблюдаемых сигналов влияет на дифференциальный порог?
11. Какое отношение закон Вебера имеет к понятию «едва различимая разница (ЕРР)»?
12. Что такое закон, или уравнение, Фехнера? Какую зависимость между стимулированием и ощущением он (оно) устанавливает? Как он (оно) связан(о) с отношением (законом) Вебера?
13. Какую зависимость между ощущением и стимулированием устанавливает степенной закон Стивенса? Чем степенной закон Стивенса отличается от уравнения Фехнера?
14. Что такое степенная функция? Приведите примеры методов шкалирования ощущений, основанных на степенном законе Стивенса. Какую особенность связи между стимуляцией и ощущением выражает экспонента степенной функции?
15. Почему относительны суждения о разных особенностях сигналов? Какие еще факторы помимо самого сигнала влияют на его восприятие?

ГЛАВА 3

Зрительная система

Первая из глав, в которых описаны сенсорные системы, посвящена зрению. В ней, а также в нескольких последующих главах мы рассмотрим ряд связанных с ним фундаментальных проблем. Стивен Поляк в своем монументальном труде «Зрительная система позвоночных» (S. Polyak, 1957) сформулировал их весьма выразительно:

> Зрение в том виде, в каком оно существует сейчас и каким было раньше, остается одной из загадок, которые будоражили человеческую мысль еще на заре цивилизации. Какие посредники и силы действуют между наблюдающим глазом и наблюдаемым объектом? Как устроен глаз и как с его помощью мозг получает информацию о формах и цветах, образующих окружающий мир? Каковы церебральные механизмы, связанные с глазом, как они упорядочены и как действуют, устанавливая связь между субъективной ответной реакцией индивидуума и визуальными объектами, представляющими окружающий мир? Все это фундаментальные вопросы, на которые человеческий ум ищет ответы, но нашел лишь частично, хотя подобные попытки предпринимаются на протяжении двух тысячелетий (p. 1).

Вначале мы расскажем о физическом раздражителе — свете — и опишем многие анатомические особенности, структурные механизмы и функциональные свойства глаза. Затем остановимся на том, как глаз и зрительная система трансформируют световую энергию, получаемую извне, в нейронную активность. И наконец, опишем пути, по которым визуальная информация поступает в различные отделы зрительной системы, включая мозг.

Есть достаточно веские основания для того, чтобы начать знакомство с сенсорными системами именно со зрения. Во-первых, это, возможно, наиболее хорошо изученная система, что отчасти обусловлено методологическими и техническими факторами. Анатомия и связанные с ней особенности зрительной системы достаточно хорошо известны, а визуальное стимулирование, как правило, четко определяется и может быть точно проконтролировано. Вторая и, возможно, даже более существенная причина заключается в огромной важности и функциональной значимости зрительной системы. Очевидна роль, которую сыграла ее адаптивность в эволюции животного мира. Для выживания многих видов зрение имеет решающее значение; оно является источником критически важных знаний о предметах и событиях среды обитания. Эти знания зависят от получения таких сведений, как форма и текстура, размер и расстояние, яркость и освещенность, цвет и движение, а также информация о взаимодействии этих отличительных признаков среды между собой.

Для человека зрение является доминантной, наиболее важной сенсорной системой. На биологическом уровне это подтверждается тем, что в обработке визуальной информации участвует примерно половина коры головного мозга. На поведенческом уровне доминирующая роль зрения для человека может быть отчасти доказана ситуациями, при которых оно входит в противоречие с другой сенсорной системой. Рок и Виктор (Rock & Victor, 1964; см. также Rock & Harris, 1967) доказали приоритет зрения над тактильными ощущениями, создав условия, при которых квадрат воспринимался как прямоугольник. Они добились этого, предложив участникам эксперимента рассматривать квадрат через специальную линзу, вызывающую сжатие высоты и вследствие этого искажающую форму предметов (рис. 3.1).

Когда наблюдатель и ощупывал, и видел квадрат через искажающую линзу, он воспринимал его как прямоугольник! Иными словами, суждение об объекте принималось скорее на основании зрения, нежели на основании тактильных ощущений. Явление, при котором предмет воспринимается на ощупь именно таким, каким он видится, называется **зрительным пленом** (Rock, 1986). Иными словами, находясь в зрительном плену, наше восприятие соглашается со зрительным образом предмета даже тогда, когда иная сенсорная система сообщает противоречащую ему (и точную) информацию. Несмотря на то что другие исследования не дают оснований для выводов о столь сильном влиянии зрения в условиях сенсорного конфликта (Power, 1980; Heller, 1983, 1989), ясно, что для выживания человека зрение имеет решающее значение.

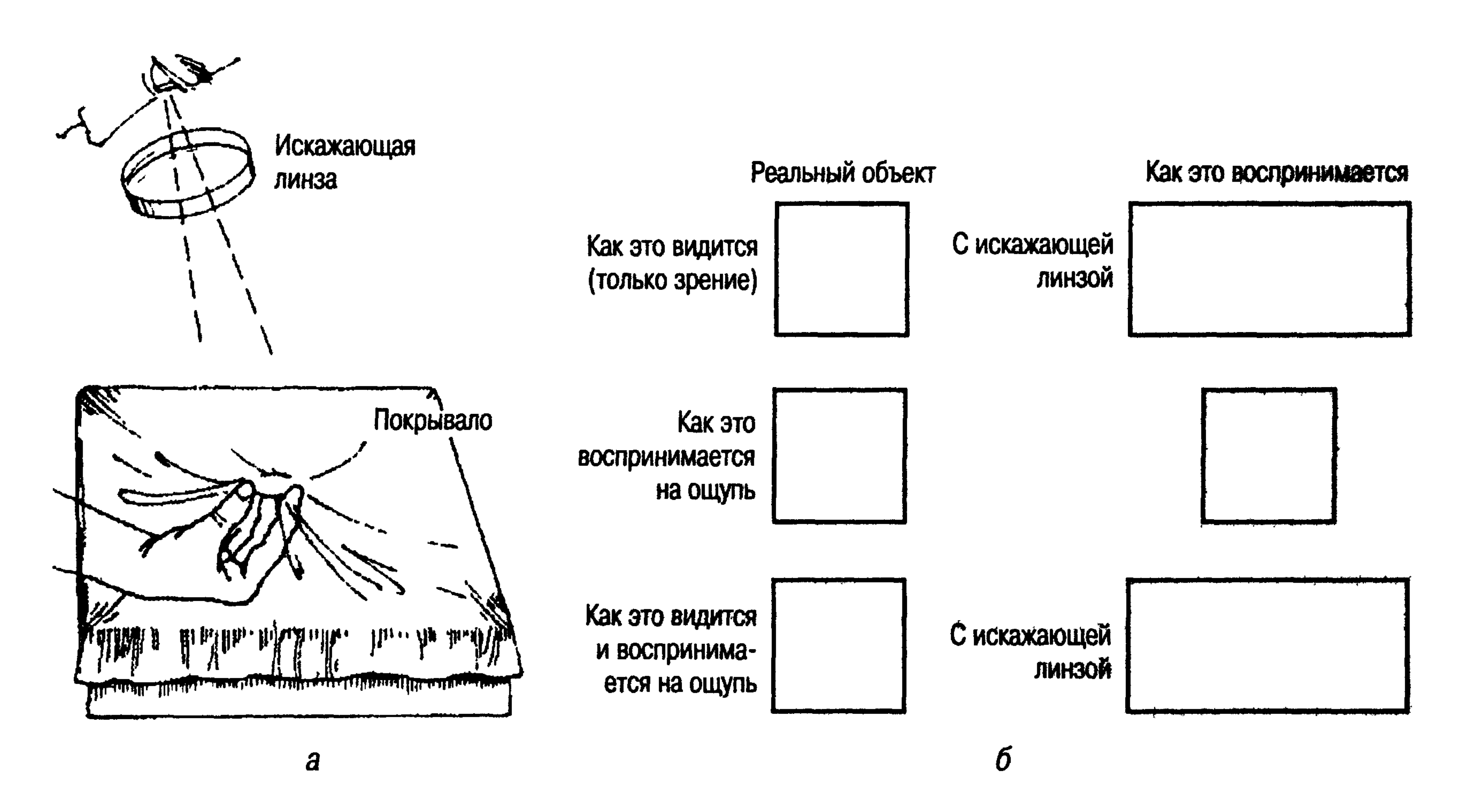


Рис. 3.1. Эксперимент, в котором наблюдатель сталкивается с противоречием между тем, что он видит, и тем, что воспринимает на ощупь

Техническое оснащение включает искажающую линзу, покрывало, которым накрывают руки испытуемого, чтобы по их виду он не смог догадаться, что смотрит через искажающую предметы линзу, и квадратный кусок жесткого пластика – *а*. В описанном опыте наблюдатель одновременно и рассматривал квадрат, и ощупывал его. С помощью линзы он видел прямоугольник. Результаты, полученные при этих и других условиях, обобщены в *б*

Именно поэтому зрение и было изучено столь детально, и сегодня мы знаем о нем больше, чем о любой другой сенсорной системе. Соответственно мы расскажем о зрении гораздо подробнее, чем об остальных сенсорных системах. Кроме того, начав рассказ именно со зрения, мы получаем возможность обсудить многие принципиальные механизмы и явления, общие для всех чувств. Начнем мы с информации о свете и о его связи со зрительной системой.

Физический раздражитель

Разумеется, физическим раздражителем для зрительной системы является свет. Свет — это форма **излучения электромагнитной энергии**, принадлежащего к тому же классу явлений, что и рентгеновские лучи, радарные и радиоволны (рис. 3.2).

Физические свойства света являются следствием его двух дополняющих друг друга особенностей: 1) свет — волновое явление, непрерывная череда волн пульсирующей, или осциллирующей, энергии; частота этих пульсаций может быть переведена в единицы длины волны (этот вопрос будет обсужден в следующем разделе) и 2) свет ведет себя так, как энергия, которая выделяется в виде непрерывного потока отдельных частиц, или квантов, энергии. Квант энергии излучения называется *фотоном*, и количество фотонов, выделяемых источником света, — количество энергии излучения — определяет его **интенсивность.** Следовательно, свет характеризуется как длиной волны, так и интенсивностью. С этими двумя физическими характеристиками связаны разные психологические явления.

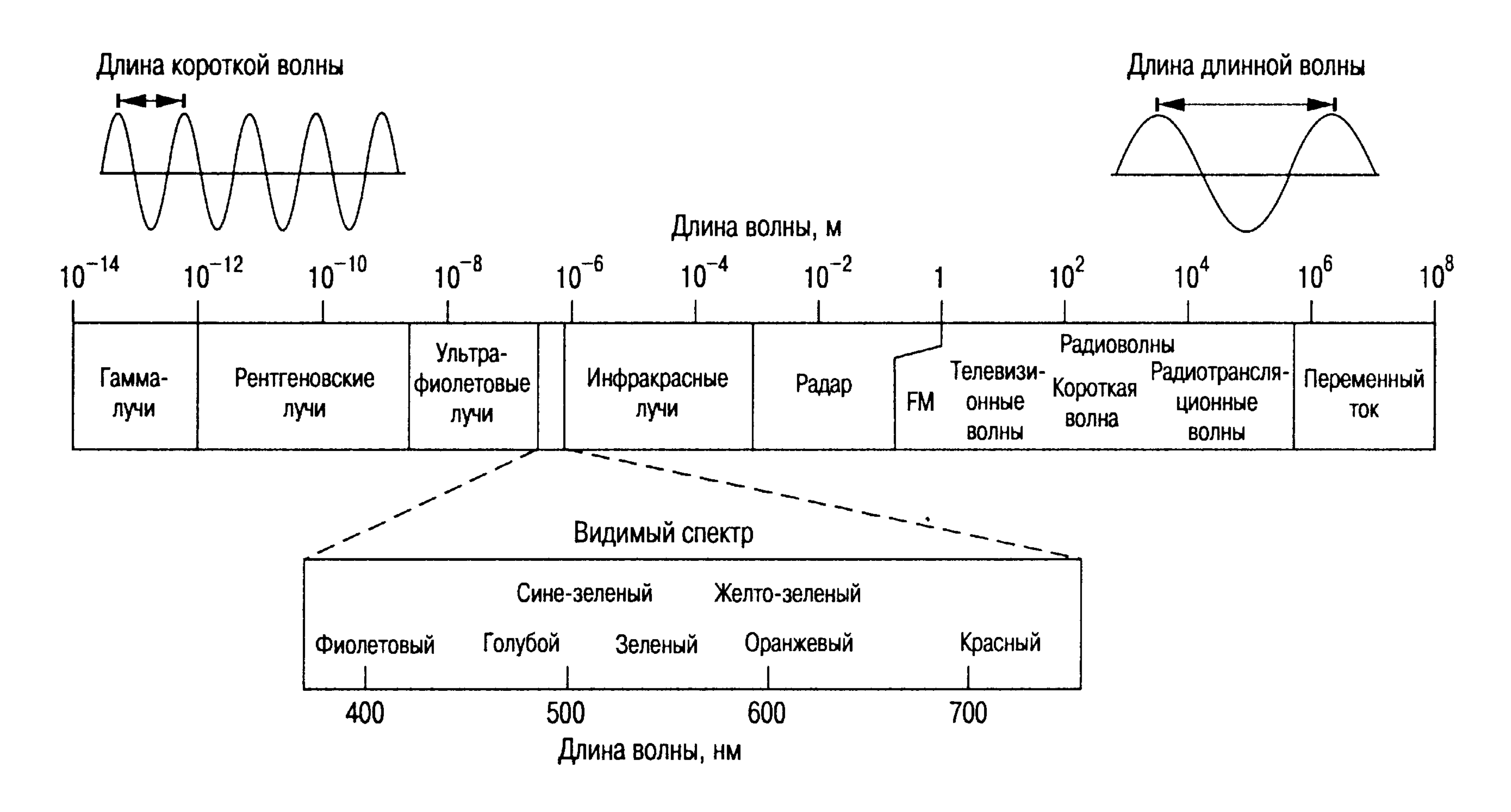


Рис. 3.2. Электромагнитный спектр

Видимая часть спектра в увеличенном виде приведена на нижней части рисунка. Единицы, в которых представлен спектр, – длины волн, соответствующие расстояниям между двумя последовательными пиками, возникающими при распространении волновой энергии. Это явление иллюстрируется схематическим изображением коротких и длинных волн, представленным над спектром

Длина волны

Свет — это форма излучения электромагнитной энергии, передающейся в виде бесконечного потока волн. А это значит, что существует определенный порядок, чередование пиков и провалов, или депрессий, который может быть описан с помощью понятия «длина волны». Под длиной волны источника света понимают физическое расстояние между двумя пиками, измеренное в единичном волновом цикле; она является критически важной характеристикой физических свойств, оказывающих существенное влияние на ощущение и восприятие. Соответствующий психологический, или субъективный, эффект, оказываемый волнами разной длины, заключается в том, что наблюдатель воспринимает разные *цвета* или *оттенки*. (Вопрос о восприятии цветов будет обсужден в главе 5.)

Длины волн, входящих в электромагнитный спектр, изменяются в очень широких пределах — от триллионных долей метра до многих километров. Очень короткие и очень длинные волны невидимы. Как следует из рис. 3.2, очень короткие волны имеют гамма-, рентгеновские и ультрафиолетовые лучи, а длинные волны — это электрическая энергия (переменный ток) и радиоволны. Однако волны, имеющие существенное значение для зрительных систем большинства животных, занимают относительно малую часть всего спектра электромагнитных волн.

Насекомые, некоторые птицы и некоторые грызуны (Chen et al., 1984; Jacobs et al., 1991) обладают чувствительностью к волнам, примыкающим к ультрафиолетовой части спектра; кроме того, некоторые змеи имеют особые сенсорные органы, воспринимающие инфракрасное излучение. Однако при нормальных условиях большинством позвоночных свет — лучистая энергия — воспринимается только в виде волн длиной от примерно 380 нм (нм — нанометр, миллиардная доля метра) до примерно 760 нм. Этот интервал представляет собой лишь узкую полоску спектра, его семидесятую часть. Если предположить, что озоновый слой, расположенный в 15 милях от поверхности Земли, не поврежден, то отчасти причиной восприятия только ограниченной части спектра может быть то, что этот слой играет роль фильтра, в результате чего 80 % солнечной энергии, достигающей Земли, — это волны, длина которых лежит в диапазоне между 300 и 1100 нм. Кроме того, попадая в воду, свет претерпевает ряд физических превращений, включая абсорбцию, рассеивание и даже в определенной мере угасание. Есть литературные данные, свидетельствующие о том, что ультрафиолетовые волны, проходя через слой воды толщиной в несколько миллиметров, полностью гаснут, а для поглощения инфракрасных волн нужен слой толщиной примерно 1 м, в результате чего и остается лишь незначительная часть спектра, представленная на рис. 3.2 в увеличенном виде (Walls, 1963, р. 373). Так, обитающие в воде виды, зрение которых адаптировано к доступному им спектру, и те из обитающих на суше животных, чье происхождение связано с зародившимися в воде формами жизни, воспринимают волны одной и той же длины.

Однако, как уже отмечалось выше, известны и некоторые исключения из этого правила, достойные упоминания. Некоторые ночные холоднокровные животные используют способность теплокровных животных излучать инфракрасный свет. Такие змеи, как гремучие и гадюки, охотятся на мелких животных и птиц в темноте, используя для этого специальные органы, расположенные возле их глаз и спо-

собные создавать инфракрасное, или «тепловое», изображение того, что находится в непосредственной близости от них, и прежде всего — их теплокровной добычи. Точно так же многие виды насекомых и птиц могут воспринимать коротковолновый ультрафиолетовый свет (Chen et al., 1984).

Интенсивность

Под физической интенсивностью света понимают количество энергии излучения, содержащейся в источнике света. Соответствующий субъективный, или психологический, эффект, оказываемый интенсивностью на наблюдателя, называется **яркостью.** Здесь необходимо подчеркнуть разницу между интенсивностью и яркостью, поскольку она подтверждает важное и имеющее общий характер различие между физическим стимулированием и его психологическим эффектом. Несмотря на то что, как правило, при изменении интенсивности изменяется и яркость, термин *яркость* относится к сенсорному впечатлению — субъективному опыту индивидуума — и является следствием интенсивности света. Иными словами, в то время как *интенсивность* является физическим свойством света, *яркость* — это впечатление, производимое интенсивностью света, воздействующего на зрительную систему. Разница между этими понятиями была подробно рассмотрена в предыдущей главе при обсуждении степенного закона Стивенса. Мы, в частности, показали, что изменение физической интенсивности света не обязательно приводит к пропорциональному изменению сенсорного опыта, т. е. яркости. Так, увеличение интенсивности вдвое не увеличивает яркость в два раза. Для двукратного усиле-

Таблица 3.1

Фотометрические термины, единицы и их физический смысл

Термин	Единица	Физический смысл
Освещенность (свет, падающий на поверхность)	Фут-свеча (ft-cd)	Освещенность поверхности площадью 1 фут^2 стандартной свечой, расположенной от нее на расстоянии 1 фут
	Метр-свеча (m-cd)	Освещенность поверхности площадью 1 м^2 стандартной свечой, расположенной от нее на расстоянии 1м (1 m-cd = 0,0929 ft-cd, а 1 ft-cd = 10,76 m-cd)
Светимость (свет, отражающийся от поверхности)	Фут-ламберт (ft-L)	Общее количество света, отражающееся во всех направлениях от идеально отражающей и рассеивающей поверхности, освещенной 1 ft-cd
	Миллиламберт (mL)	1 mL = 0,929 ft-L , а 1 ft-L = 1,076 mL
	Свеча на квадратный метр (cd/m^2)	Количество света, отражающегося от идеально отражающей и рассеивающей поверхности, освещенность которой равна 1 метр-свеча (1 cd/m^2 = 0,3142mL = 0,2919 ft-L)

Примечание: Риггз (Riggs, 1966) предположил, что огромное, создающее немалые трудности количество терминов и единиц измерения освещенности связано с тем, что фотометрия, наука об измерении света, образовалась на базе целого ряда специфических потребностей соответствующей отрасли промышленности.

ния соответствующего сенсорного впечатления — яркости — необходимо примерно восьмикратное увеличение физической интенсивности.

Измерение интенсивности световых стимулов требует специально разработанных методов и оборудования, а результаты этих измерений выражаются в разных единицах, количество которых таково, что едва ли не сбивает с толку. Задумайтесь над тем, сколько параметров нужно измерить, чтобы охарактеризовать освещенную поверхность: количество света, поступающего от источника освещения (излучение), количество света, падающего на поверхность или освещающее ее, и количество света, отражающегося от поверхности. В табл. 3.1 представлены некоторые из общеупотребительных единиц измерения света.

Освещенность. Для обсуждения важны две характеристики поступающего извне света. Первая, освещенность, связана с физической интенсивностью света, падающего на поверхность или освещающего ее, т. е. с количеством падающего света. Общепринятой английской мерой освещенности является фут-свеча (ft-cd). Метрическая единица освещенности — метр-свеча.

Светимость. Как правило, мы не смотрим прямо на источник света; большая часть света, который мы видим, — это свет, отраженный от поверхности. Интенсивность света, отраженного от освещенной поверхности, называется светимостью. Английская единица светимости — фут-ламберт (ft-L). Второй общеупотребительной единицей светимости является миллиламберт (mL) и свеча на квадратный метр (cd/m^2). В табл. 3.2 представлены данные об уровне светимости некоторых типичных источников стимулирования.

Таблица 3.2

Яркость, обеспечиваемая типичными визуальными сигналами

	Шкала светимости, mL	
	10^{10}	
Поверхность солнца в полдень	10^9	Ослепление
	10^8	
	10^7	
Вольфрамовая фольга	10^6	
	10^5	
Белая бумага на солнце	10^4	Цветное зрение
	10^3	
	10^2	
Комфортное чтение	10*	
	1	
	10^{-1}	
Белая бумага в свете луны	10^{-2}	
	10^{-3}	Бесцветное зрение
Белая бумага в свете звезды	10^{-4}	
	10^{-5}	
Абсолютный порог	10^{-6}	

* 10 mL равны примерно 9,3 ft-L или 32 cd/m^2

Источник L A Riggs, in Vision and Visual Perception, edites by C H Graham, John Wiley, New York, 1965, p 26

Попробуем обобщить сведения о свойствах света, имеющих непосредственное отношение к зрительной системе. Задумайтесь о тех из них, которые проявляются в тот момент, когда вы читаете эту страницу. Люстра, висящая в вашей комнате, или ваша настольная лампа излучают световую энергию (т. е. они дают *излучение*), и количество света, падающего на эту страницу и отражающегося от нее, определяют соответственно ее *освещенность* и *светимость,* а *яркость* — это чувствительный психологический эффект отражения света вашей зрительной системой. (Для простоты изложения мы не стали описывать технические различия между такими *радиометрическими* единицами, как ватт на единицу поверхности, которые имеют исключительно технический смысл и никак не связаны с воздействием света на наблюдателя, и *фотометрическими* единицами, учитывающими чувствительность зрительной системы человека.)

Восприятие света

Энергия излучения информативна только в том случае, если она воздействует на зрительную систему. На начальной стадии зрительного восприятия энергия излучения должна быть трансдуцирована, или трансформирована, в нейронную форму. Иными словами, физическая энергия, воздействуя на светочувствительную ткань, вызывает импульсы, передающие сенсорную информацию. Ткань, чувствительная к воздействию энергии излучения, есть даже у простейших организмов. У некоторых их них, например у одноклеточной амебы, нет специальных рецепторов света, все их тело чувствительно к его воздействию. Однако тела большинства животных имеют участки, светочувствительность которых максимальна. Простая реакция на свет весьма существенно отличается от настоящего формирования визуального изображения. Это утверждение справедливо, ибо функция многих светочувствительных структур низших организмов заключается прежде всего в том, что они аккумулируют свет с помощью светочувствительного пигмента. Иными словами, они скорее играют роль *аккумуляторов света*, нежели органов, *формирующих изображение*. Формирующий изображение глаз возник лишь на более поздних стадиях эволюции. Эволюционный путь развития светочувствительного органа от простого аккумулятора света до формирующего изображение глаза схематически представлен на рис. 3.3.

По данным Уолда (Wald, 1959), только три основных стимула имеют развитые, формирующие изображение глаза: членистоногие (представители животного мира с наружным скелетом, например насекомые и крабы, рис. 3.4), моллюски (улитки и осьминог) и позвоночные (животные с внутренним скелетом). Эволюция оптического приспособления, способного формировать изображение, была для этих видов долгой и прошла много стадий. Так, глаз моллюска *Nautilus* — отверстие величиной с булавочную головку. (Обычно маленькое отверстие в непрозрачной поверхности формирует изображение на поверхности, расположенной за ней.) Крошечное членистоногое *Copilia* имеет хрусталик и единственный фиксированный рецептор света, который двигается взад-вперед, считывая визуальную информацию так, как это происходит в телевизионной камере.

Все формирующие изображение глаза имеют свои достоинства и недостатки. Глаз — отверстие величиной с булавочную головку — формирует изображение-

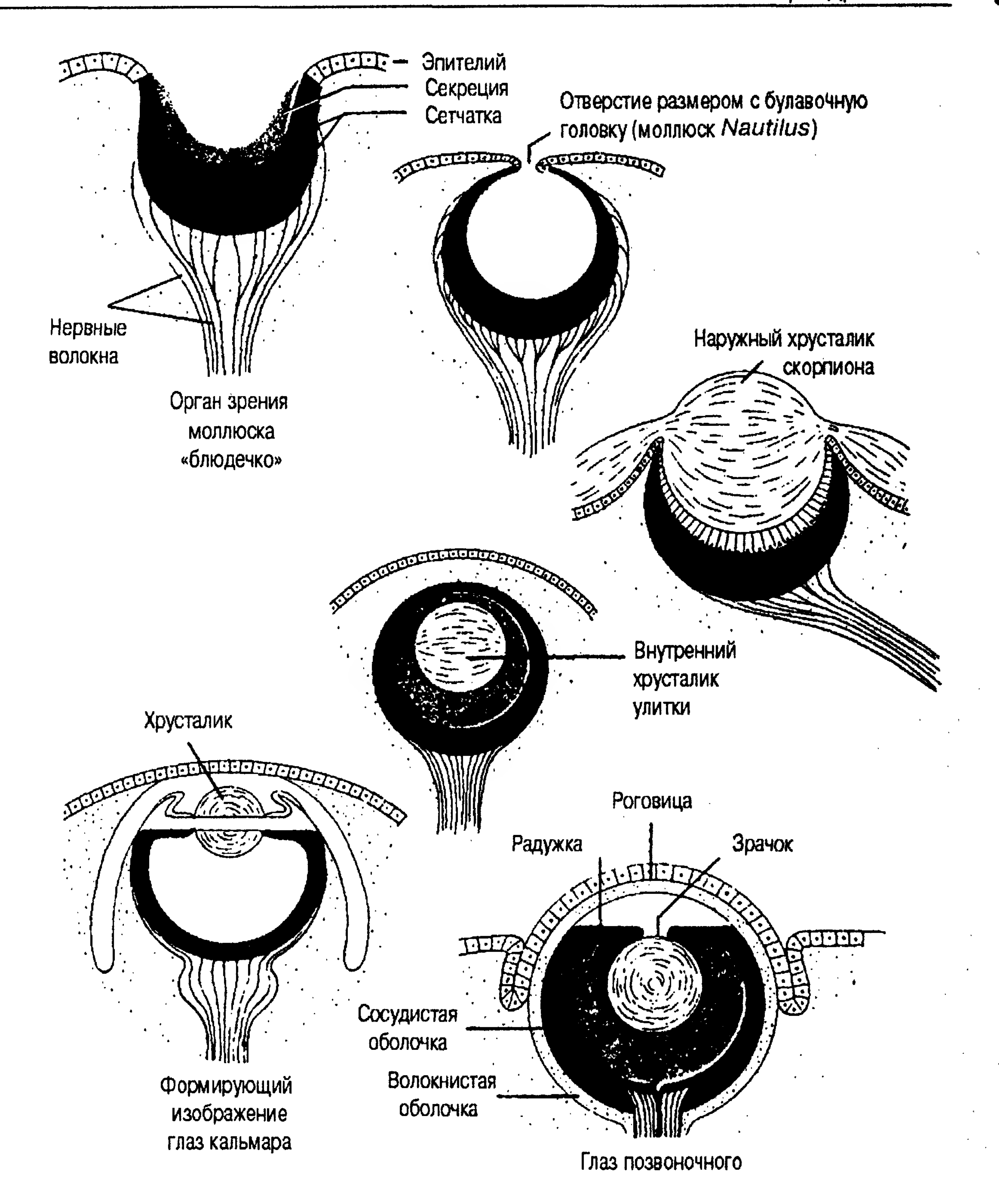


Рис. 3.3. Примеры некоторых светочувствительных структур, включая примитивные глаза и глаз позвоночных. Предположение о тенденции к оптическому усложнению основано на эволюции от аккумулирующей свет зрительной ямки блюдечка до формирующего изображение глаза позвоночных. (*Источник*: Gregory, 1973, p. 24)

мишень, которое всегда сфокусировано, на каком бы расстоянии оно ни находилось. Однако его светочувствительная ткань воспринимает лишь очень небольшое количество света. **Сложный глаз** членистоногих (рис. 3.4) — это пучок трубок, называемых **омматидиями** (в буквальном переводе с греческого — « маленькими глазами»).

Каждый омматидий регистрирует только свет, находящийся непосредственно напротив него, результатом чего является единственное изображение, состоящее из огромного числа отдельных сигналов. Оно представляет собой мозаику свето-

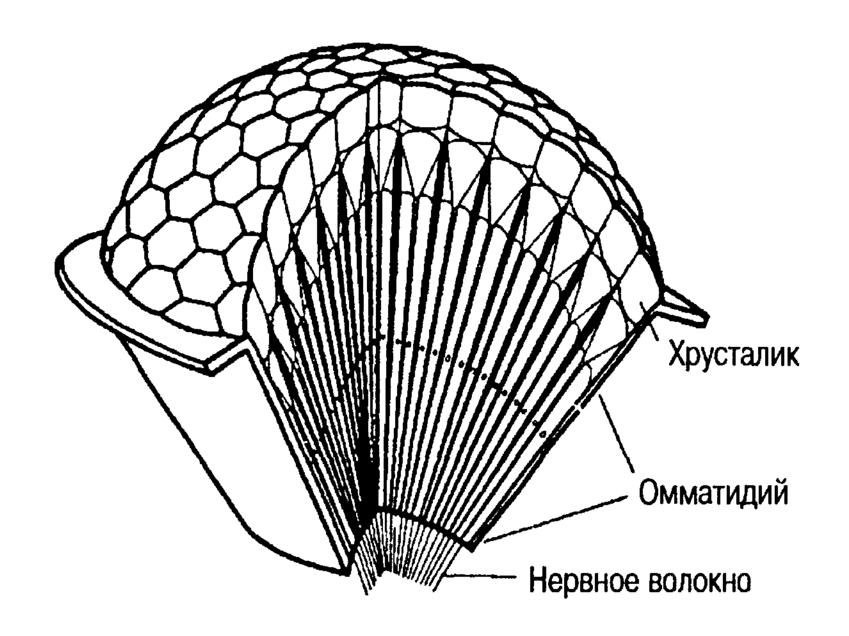


Рис. 3.4. Глаз членистоногого в разрезе

Как правило, сложный глаз состоит из пучка (сотен или тысяч) узких трубок, называемых омматидиями и имеющими на наружной поверхности хрусталик, а в центре – нервное волокно, которое передает раздражение. Наружная поверхность пучка образует полусферу. Все омматидии отделены и изолированы друг от друга, и каждый из них фиксирует только свет, находящийся прямо напротив него

вых точек, воспроизводящих порядок расположения омматидиев и равных им по количеству. Вследствие этого образованное изображение — грубое и чем-то напоминает зернистую печать точечно-матричного принтера. Однако поскольку движения объекта, находящегося в поле зрения членистоногого, стимулируют последовательно все омматидии, сложный глаз особенно эффективен при обнаружении едва заметных действий врага или добычи; убедиться в этом очень просто — стоит лишь попытаться поймать муху.

Каждый омматидий — это прежде всего приспособление для формирования изображения, которое имеет зафиксированный фокус и на котором происходит рефракция лишь очень небольшого и находящегося поблизости светового пятна или участка тени. Вследствие этого сложный глаз особенно эффективен тогда, когда нужно увидеть объекты, расположенные очень близко. В отличие от него глаз позвоночных прекрасно видит и на большом расстоянии, но он беспомощен в тех случаях, когда речь идет о небольших расстояниях, доступных глазу членистоногих. Однако независимо от того, какой именно глаз сформировался у того или иного биологического вида, он, глаз, как правило, приспособлен для того, чтобы усваивать максимум визуальной информации. Иными словами, глаз данного биологического вида идеально соответствует требованиям естественной среды обитания и его образу жизни.

Анатомия глаза позвоночных

Анатомически глаза всех позвоночных одинаковы. От рыб до млекопитающих глаза всех позвоночных имеют фоточувствительный слой, называемый **сетчаткой**, и **хрусталик**, оптические свойства которого позволяют ему фокусировать изображение на сетчатке. На рис. 3.5 представлен вертикальный разрез глаза человека. Сначала мы опишем его основные структурные элементы, а затем обсудим некоторые важные функциональные механизмы.

Глазное яблоко, лежащее в защищающем его углублении черепа, имеет сферическую форму, его диаметр равен примерно 20 мм. Снаружи глазное яблоко покрыто белой, непрозрачной оболочкой толщиной около 1 мм, которая называется *склерой* (именно она придает глазу белизну). На передней поверхности глаза склера переходит в прозрачную мембрану, называемую **роговицей**. Попадающий в глаз

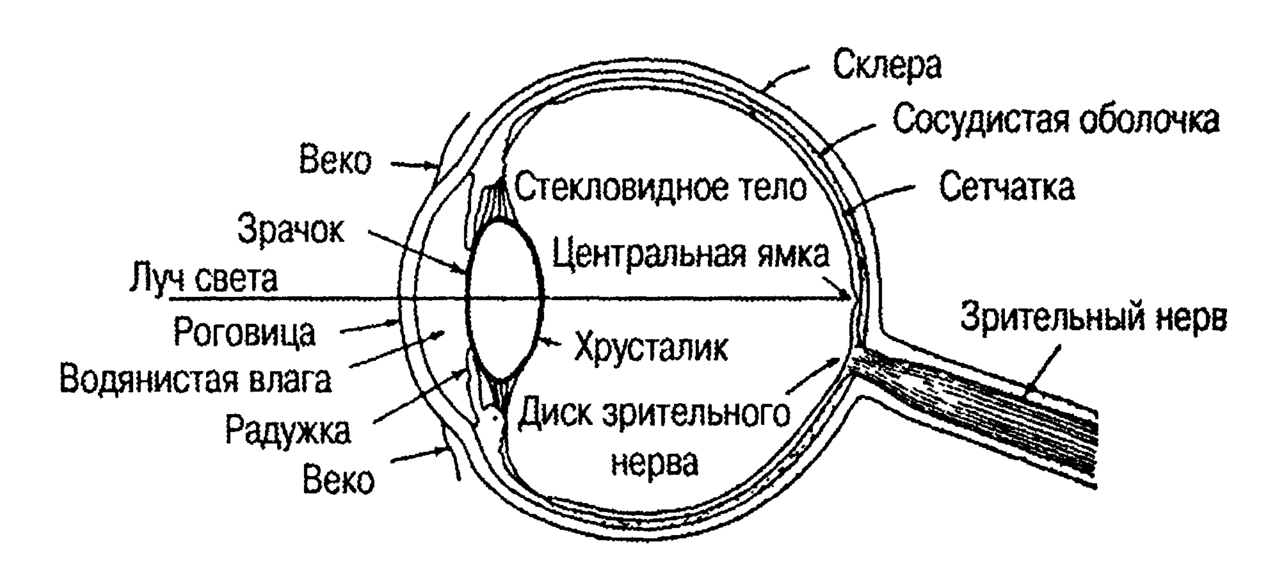


Рис. 3.5. Глаз человека в разрезе

Роговица и хрусталик фокусируют попадающий в глаз свет на сетчатке, выстилающей заднюю поверхностью глазного яблока. Светочувствительные рецепторы сетчатки превращают энергию света в нейронный импульс, который передается дальше в зрительную систему по волокнам зрительного нерва. Участок выхода зрительного нерва из глаза называется диском зрительного нерва. Маленькое углубление в сетчатке, центральная ямка, является областью самого острого зрения. Остальная часть сетчатки, периферическая сетчатка, наилучшим образом функционирует при низких уровнях освещенности

свет, отраженный от окружающих предметов, преломляется, и затем преломленные лучи фокусируются на задней поверхности глазного яблока, на *сетчатке*, которая будет описана ниже Лучи света, попадающие в глаз, в наибольшей степени преломляются именно в роговице. Вторая глазная оболочка — **сосудистая** — связана со склерой. Толщина сосудистой оболочки около 0,2 мм, она состоит преимущественно из кровеносных сосудов и является основным источником, питающим глаз. Сильно пигментированная и темная сосудистая оболочка абсорбирует попадающий в глаз избыточный свет, уменьшая отражение световых лучей внутри глазного яблока и предотвращая тем самым получение нечеткого изображения.

Некоторые ночные животные имеют некий ретинальный слой, называемый *тапетумом* (от латинского слова *tapete*, что значит «ковер»), который отражает часть света, попадающего в глаза. Именно отражение света от тапетума приводит к тому «свечению», которое исходит иногда из глаз многих знакомых нам ночных животных. Когда мы ночью едем на машине следом за кошкой, собакой или оленем, сосудистые оболочки глаз животного в отличие от сосудистых оболочек глаз человека скорее отражают свет автомобильных фар, нежели поглощают его. Точное назначение тапетума остается неясным, однако Уоллс (Walls, 1963) предположил, что небольшое количество света, сперва отраженного *от* тапетума вовне, а затем вернувшегося *обратно*, может сделать ночное зрение более острым.

Радужка, зрачок и рефлекс Витта

Самая передняя часть сосудистой оболочки, окрашенный концентрический диск, называется *радужкой*. Когда будете смотреться в зеркало, обратите внимание на свою радужку. Вы увидите чрезвычайно сложный с биологической точки зрения ландшафт, наполненный кольцами, черточками, точками, пятнышками, бороздками, сеточками, похожими на паутинки, и тому подобным. Радужка каждого человека имеет более 250 отличительных признаков, свойственных только ему одному

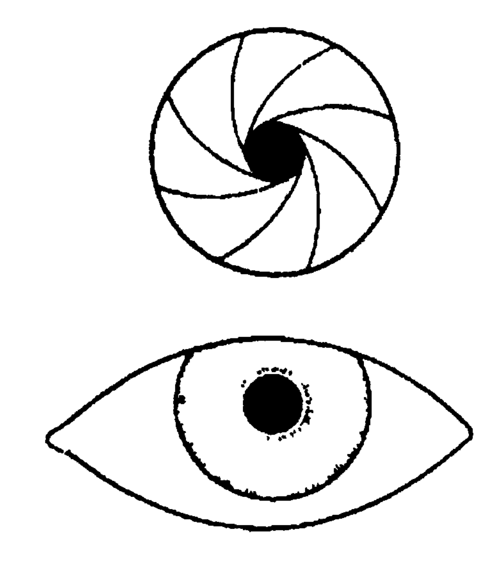


Рис. 3.6. Оптическая идентичность диафрагмы фотоаппарата и радужки глаза. Обе адаптируются к световому потоку

и не присущих радужкам других людей. Поскольку многие из этих отличительных признаков радужки не только уникальны, но и стабильны, они могут быть использованы при опознании и идентификации личности. Для подобных целей радужка подходит гораздо лучше, чем многие другие физические признаки, включая папиллярные линии, на которых основана дактилоскопия (Holden, 1998).

Радужка представляет собой дискообразную, лежащую между роговицей и хрусталиком окрашенную мембрану, состоящую из двух гладких мышц. Одна из функций радужки — регулирование количества света, попадающего в глаз, и в этом смысле она — структурный аналог диафрагмы фотоаппарата (рис. 3.6). Когда освещение плохое, радужка *сокращается*, увеличивая **зрачок** — окруженное ею круглое черное отверстие (рис. 3.7). При ярком освещении наблюдается обратная картина — радужка *растягивается*, и одновременно сужаются зрачки. Расширение и сужение зрачка контролируются двумя противоположно направленными мышцами радужки — *сфинктером* и *дилятатором зрачка* (см. рис. 3.8), которые соответственно сужают и расширяют его.

У взрослого молодого человека диаметр зрачка колеблется от 2 до 9 мм, что делает возможным увеличение или уменьшение его площади более чем в 20 раз (поскольку площадь круга прямо пропорциональна квадрату диаметра).

Как правило, зрачок реагирует на изменение освещенности рефлекторно. Бьющий в глаза яркий свет вызывает **рефлекс Витта** (рефлекс, описанный физиологом Робертом Виттом в 1751 г.): реагируя на яркий свет, зрачок мгновенно сужается.

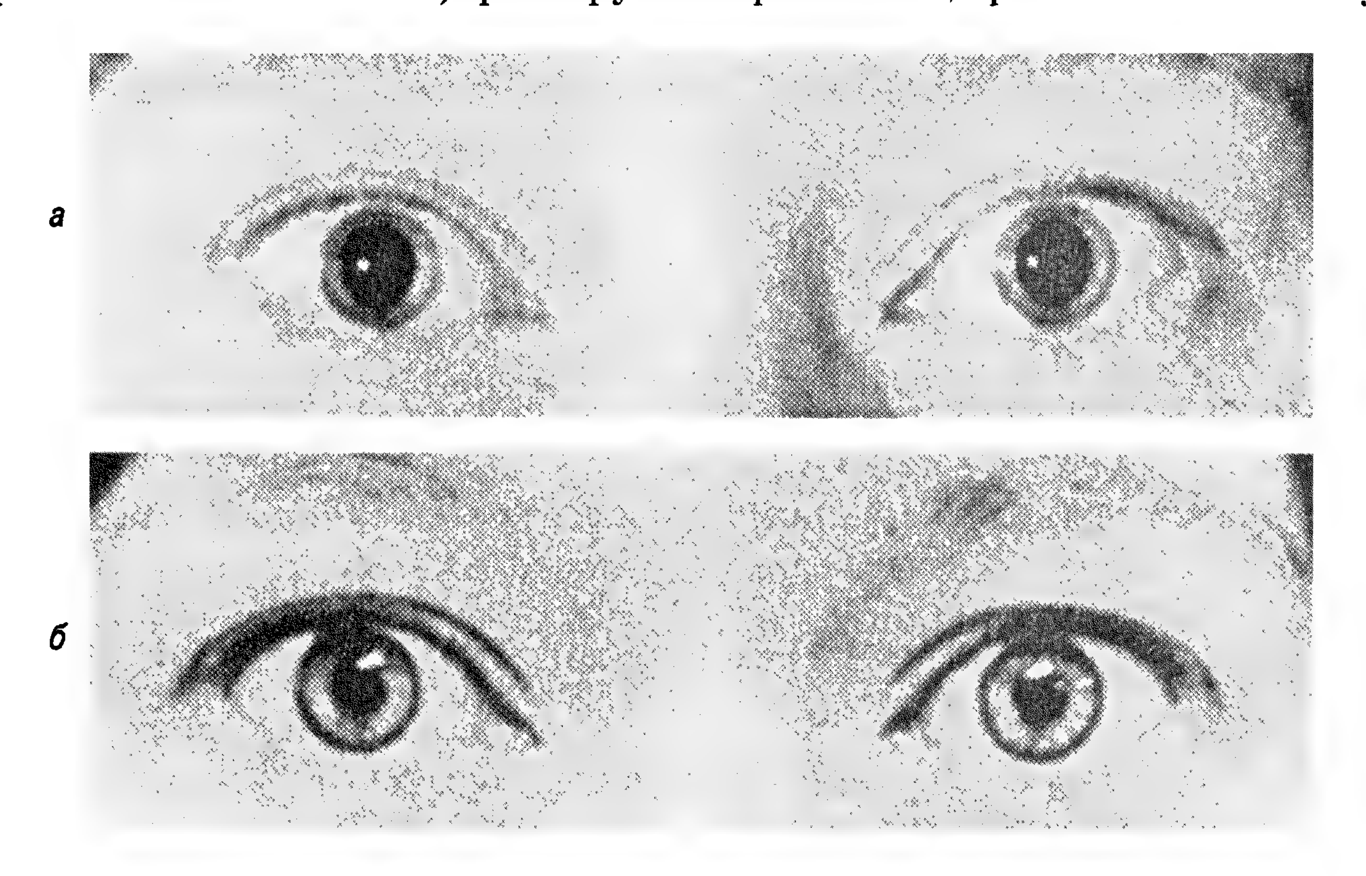


Рис. 3.7. Величина зрачка изменяется в зависимости от уровня освещенности

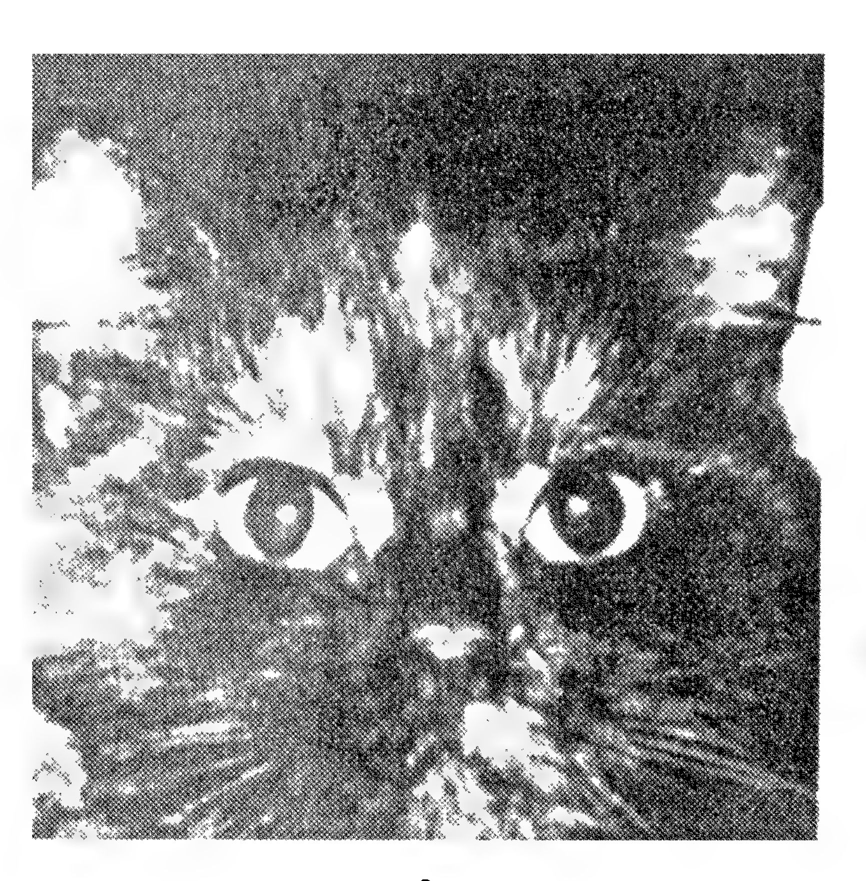
Хотя две фотографии и кажутся почти одинаково яркими, *а* сделана при более слабом освещении, чем *б*. Вследствие этого зрачки на *а* расширены, а на *б* – сужены

Рис. 3.8. Схема передней части глаза человека, на которой представлены его основные элементы, влияющие на расширение и сужение зрачка и на выпуклость хрусталика. Мышцы радужки – сфинктер и дилятатор зрачка – контролируют величину последнего. Ресничная мышца соединяется с хрусталиком с помощью связок хрусталика и регулирует его выпуклость (кривизну)

Рефлекс Витта имеет большое значение в диагностике заболеваний центральной нервной системы. Отсутствие у человека рефлекса Витта может свидетельствовать о нервном заболевании.

Человеческий зрачок круглый, но зрачки других биологических видов могут иметь иную форму. На рис. 3.9 представлены расширенные и суженные кошачьи зрачки — вертикальные щели. Подобные зрачки позволяют животным, ведущим преимущественно ночной образ жизни (например, кошкам), охотиться в светлое время суток и нежиться на солнце. То же самое можно сказать и про крокодила (Duke-Elder, 1958).

«Эффект красных глаз». Интересный эффект, возникающий на сосудистой оболочке глаза человека, можно наблюдать при воздействии на глаз яркой вспыш-





а *б*

Рис. 3.9. Расширенные *а* и суженные *б* зрачки кошки. Суженные зрачки кошки – узкие щели (*Источник*: *The Eye in Evolution* из кн.: S. Duke-Elder. *System of Opthalmology*, Vol. 1, St. Louis, C. V. Mosby, 1958, p. 613. Воспроизводится с разрешения издателя)

ки света. Хотя для человеческого глаза «свечение» не характерно, иногда можно наблюдать, как часть попадающих в него лучей отражается от сосудистой оболочки. Самый распространенный и хорошо знакомый всем пример «свечения» человеческих глаз — **«эффект красных глаз»** на фотографиях, сделанных с применением вспышки. Этот эффект возникает при слабой освещенности, когда зрачки или максимально расширены, или близки к этому состоянию и когда, чтобы сделать хороший снимок, фотограф использует вспышку. Хотя зрачок реагирует на яркий свет достаточно быстро (время реакции — от 250 до 500 мс, т. е. от 0,25 до 0,5 с), он все же не успевает эффективно сузиться во время вспышки. Следовательно, «эффект красных глаз» — это результат мгновенного воздействия яркого света и его отражения от сосудистой оболочки, наблюдаемый через широко расширенные зрачки.

Во многих фотоаппаратах предусмотрены приспособления, снижающие вероятность «эффект красных глаз». Как правило, они основаны на том, что дают «предупредительную» вспышку — перед тем, как начать экспозицию пленки, в течение 0,75 с воздействуют на глаза фотографируемых ярким светом. При этом зрачки сужаются, и уменьшается воздействие вспышки на сосудистую оболочку. Способ уменьшения «эффекта красных глаз» основан на уменьшении светового потока, попадающего на сосудистую оболочку, поскольку его причиной является отражение света вспышки от сосудистой оболочки (т. е. на том же, на чем основано действие *тапетума* ночных животных, описанного выше). Следовательно, подвергнув зрачки воздействию кратковременной, но эффективной вспышки *до* фотографирования, можно вызвать их сужение и уменьшение светового потока, попадающего на сосудистую оболочку. Хоть этот прием и не полностью избавляет от «эффекта красных глаз», он все же существенно уменьшает его.

Кому-то может показаться, что мы уделили не очень важной проблеме фотографирования в закрытых помещениях слишком много внимания. Но если вы поняли суть явления и способы минимизации его последствий, значит, вы поняли, как зрачки и сосудистая оболочка реагируют на свет, и наша цель достигнута.

В заключение мы хотели бы упомянуть и о побочном эффекте, который возникает благодаря этому способу борьбы с «эффектом красных глаз». На фотографиях у людей искусственным образом суженные зрачки, а в жизни зрачки могут кое-что рассказать и о состоянии человека, и о том, интересует ли его то, чем он в данный момент занят. Более подробно об этом будет сказано в разделе, посвященном роли сужения и расширения зрачков.

Хрусталик

Хрусталик разделяет глаз позвоночных на две неравные по объему камеры — меньшую переднюю, наполненную находящейся под давлением *водянистой влагой*, которая способствует поддержанию формы глаза и участвует в обмене веществ, протекающем в клетках роговицы, и бóльшую заднюю, расположенную позади первой и заполненную желеобразным протеином, называемым *стекловидным телом*. Обе эти прозрачные субстанции способствуют удержанию хрусталика в определенном положении. Однако в отличие от постоянно обновляющейся водянистой влаги,

стекловидное тело остается неизменным. О том, что в нем накопилось какое-то количество «мусора», вы можете узнать, случайно увидев «плавающие» перед глазами маленькие точки. Иногда при взгляде на ярко освещенную ровную поверхность, например на лампу или даже на безоблачное небо, отмершие клетки — «мусор» — отбрасывают на сетчатку тень, которая и вызывает мелькание темных пятен перед глазами.

Мышца, которая называется **ресничной,** соединена с хрусталиком связками (на рис. 3.8 это связки хрусталика) и регулирует его кривизну (выпуклость), которая изменяется в зависимости от фокусного расстояния. (Подробнее этот механизм будет рассмотрен ниже). Сопоставление размеров хрусталиков разных животных обнаруживает тесную связь этого параметра с нормальной освещенностью их естественных сред обитания. Поскольку большие хрусталики могут пропускать больше света, чем маленькие, у ночных животных в ходе эволюции сформировались более крупные (занимающие бóльшую часть общего объема глазного яблока) хрусталики, чем у тех животных, которые активны в светлое время суток.

Сетчатка

Через хрусталик свет попадает на **сетчатку**, расположенную на задней внутренней поверхности глазного яблока. Сетчатка, охватывающая около 200° внутренней поверхности глазного яблока, представляет собой сложную сеть нервных клеток и фоторецепторов, абсорбирующих световую энергию и трансдуцирующих, или трансформирующих, ее в нейронную активность. Сложность строения сетчатки позвоночных отражает ее тесную связь со сложной и самой важной из всех нейронных структур — с *мозгом.* На ранних стадиях эмбрионального развития сетчатка, головной и спинной мозг формируются из одних и тех же тканей. Во многих отношениях поверхность сетчатки является продолжением мозга.

В сетчатке содержатся фоторецепторы двух видов — **палочки и колбочки,** названные так благодаря своей цилиндрической и конической форме соответственно (рис. 3.10).

Наружная оболочка как палочек, так и колбочек содержит светопоглощающий пигмент. На периферии сетчатки сконцентрировано от 120 до 130 миллионов палочек, ширина каждой из которых равна примерно 0,002 мм (Pugh, 1988). Количество колбочек — от 6 до 8 миллионов, и ширина каждой из них — от 0,003 до 0,008 мм. В отличие от палочек колбочки преимущественно сконцентрированы в маленькой ямке, или в углублении, диаметром около 1 мм, которое называется **центральной ямкой** (по-латыни *fovea centralis*) (рис. 3.5). Несмотря на то что немало колбочек и палочек найдено и вне центральной ямки, в ней содержатся *только* колбочки. Центральная часть сетчатки, в которую входит и центральная ямка, отмечена желтым пигментоми называется *macula lutea,* что по-латыни означает «желтое пятно», диаметр которого — от 2 до 3 мм.

Слепое пятно. Примерное распределение палочек и колбочек на сетчатке представлено на рис. 3.11.

Разрыв на кривой соответствует участку сетчатки, который называется **диском зрительного нерва** и из которого выходит зрительный нерв, идущий далее

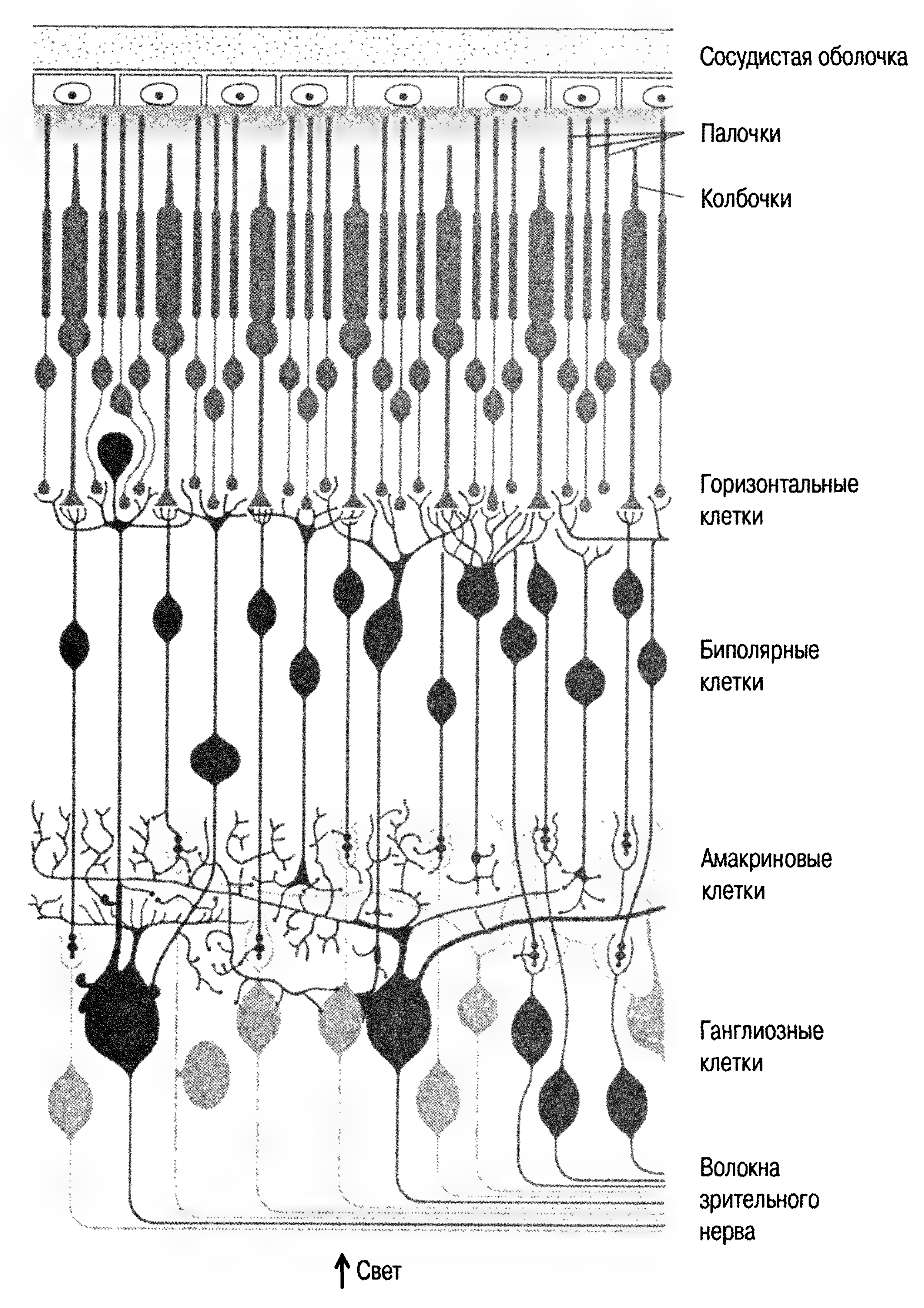


Рис. 3.10. Сетчатка позвоночного Схема нейронных структур и их взаимосвязь Обратите внимание на то, что фоторецепторы обращены не в сторону источника света, а «смотрят» вверх, на сосудистую оболочку

в мозг (рис 3 5) Поскольку на этом участке сетчатки нет фоторецепторов, при попадании на него света нет никакой зрительной реакции, т е с точки зрения перцепции он является **слепым пятном.**

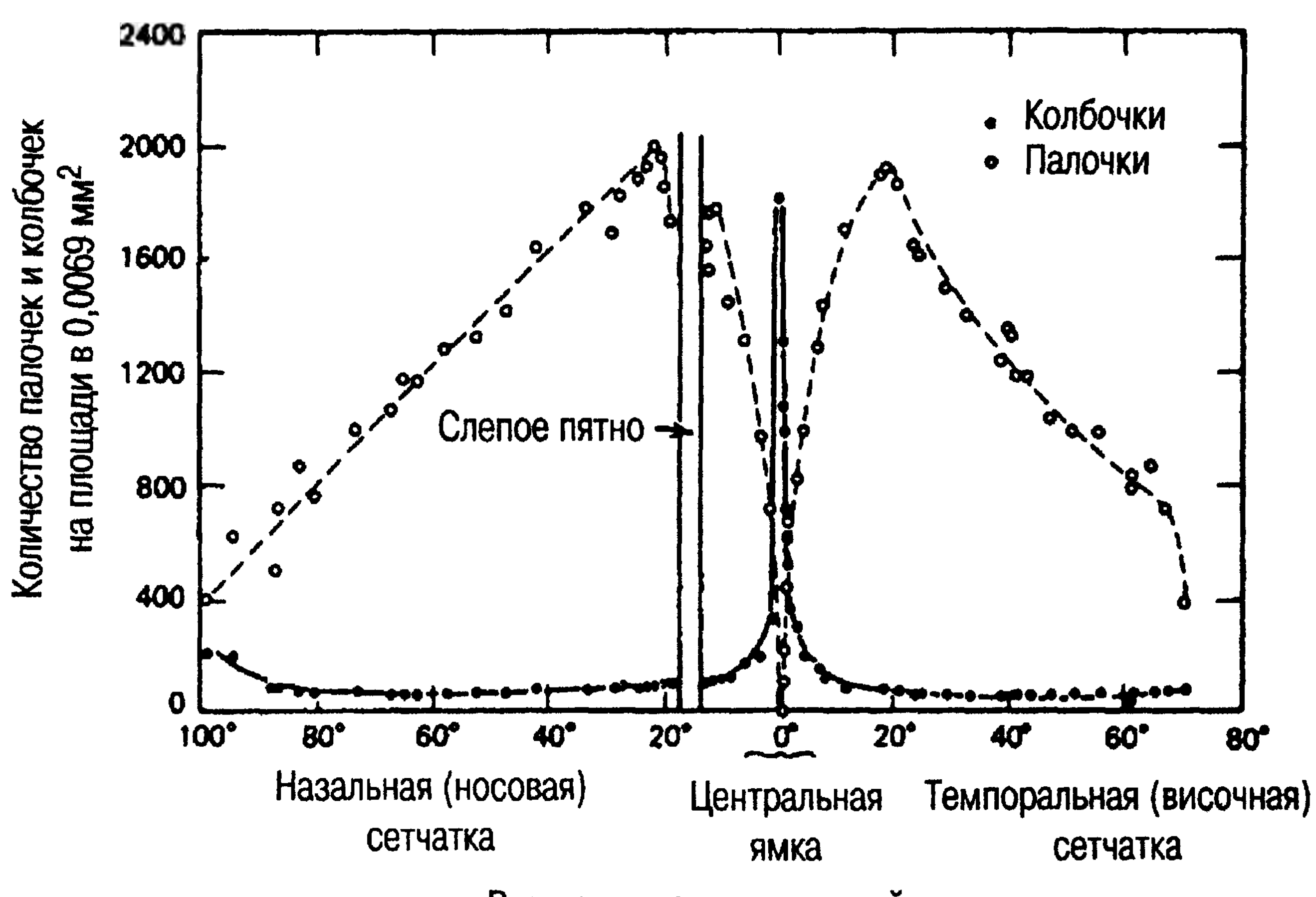


Рис. 3.11. Примерное распределение палочек и колбочек на сетчатке

Точки и кружки – количество рецепторов на единицу поверхности от центральной ямки до периферии сетчатки. Точки – колбочки, кружки – палочки. Разрыв кривой, названный «слепым пятном», соответствует тому участку сетчатки (диск зрительного нерва), где зрительный нерв выходит из глаза. Поскольку на этом участке нет фоторецепторов, при попадании на него света не возникает никакой зрительной реакции. (*Источник:* Chapanis, 1949, p. 7)

Экспериментальное подтверждение

Слепое пятно

Существование слепого пятна можно доказать с помощью рис. 3.12.

Выполнив ряд несложных действий, вы испытаете необычное впечатление, заключающееся в том, что видимое изображение неожиданно «исчезает». Когда рисунок окажется на определенном расстоянии от глаза, изображение собаки в клетке попадет на слепое пятно и полностью исчезнет. Не менее интересно и то, что при исчезновении собаки вы не увидите белого пятна. Вместо него участок оказывается «заполненным» прутьями клетки (Brown & Thurmond, 1993; Ramachandran, 1992; это явление «заполнения» является элементом общего перцептивного процесса, описанного в главе 7).

Известны также и патологические слепые пятна, называемые *скотомами* и не связанные с диском зрительного нерва. *Скотомы* — это слепые пятна, возникшие в поле зрения ввиду патологии разных отделов зрительной системы, включая и сам зрительный участок коры головного мозга.

Нейронные связи в сетчатке

Как следует из рис. 3.10, связь между расположением фоторецепторов и входящим светом лишена логики, ибо фоторецепторы не направлены в его сторону. У большинства позвоночных фоторецепторы расположены в глубине сетчатки, а связан-

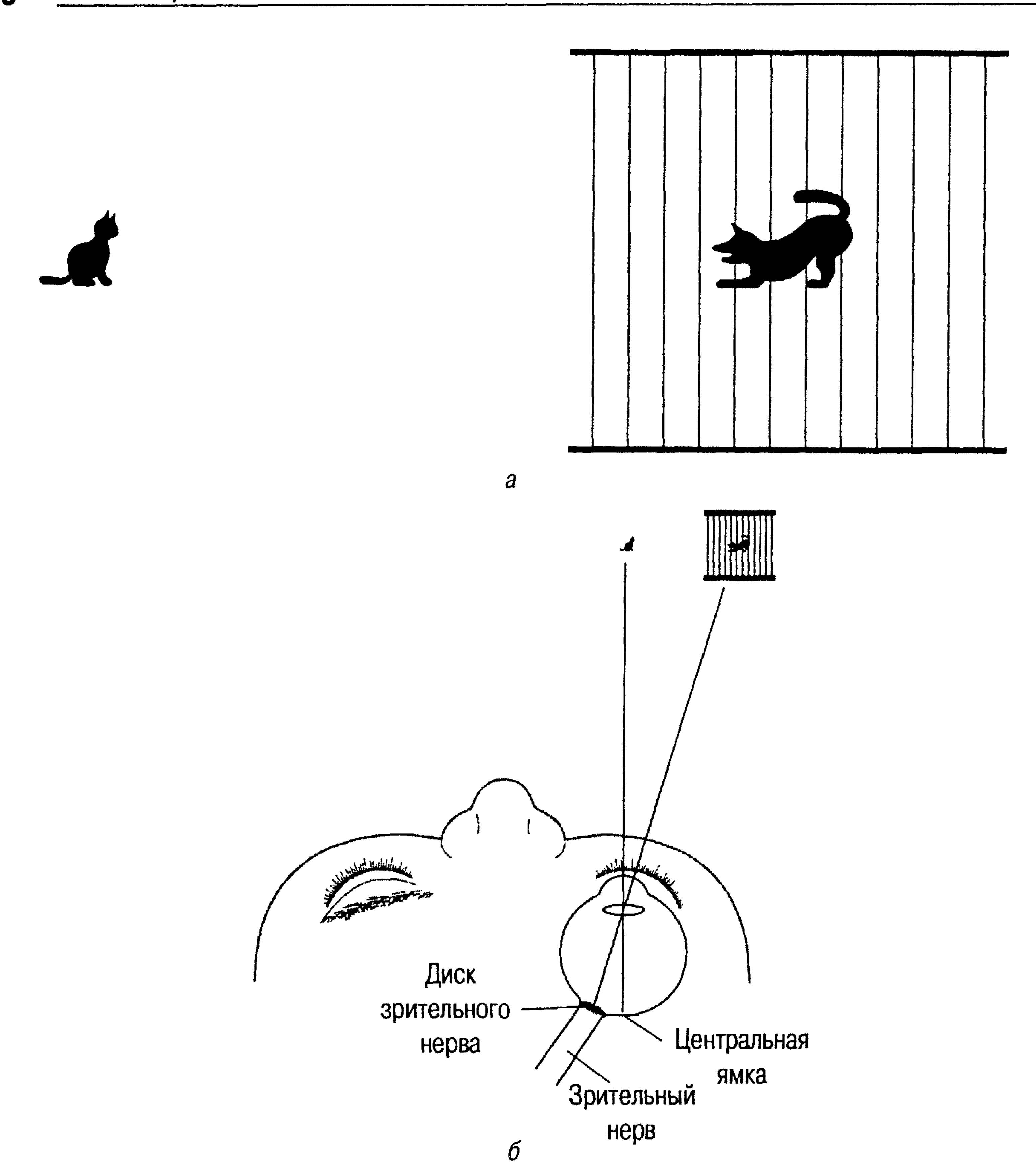


Рис. 3.12. Доказательство существования слепого пятна

а. Зажмурьте или прикройте ладонью левый глаз и держите рисунок на расстоянии примерно 10 дюймов (25 см) от лица. Сфокусируйте правый глаз на кошке в левом углу, одновременно то медленно приближая к нему рисунок, то отодвигая его. Когда расстояние между глазом и рисунком окажется равным 5–15 дюймам (примерно 12–40 см), собака « исчезнет», т. е. клетка «опустеет». Как показано на *б*, изображение собаки попадает на диск зрительного нерва – участок сетчатки, на котором нервные волокна собираются в пучок и выходят из глаза. На этом участке нет фоторецепторов, вследствие чего оно не дает зрительного образа и называется слепым пятном. (*Источник*: Smith, 1989)

ные с ними нервные волокна собраны вместе и находятся спереди. Это значит, что до попадания в фоторецепторы свет проходит через сплетение нервных волокон, кровеносных сосудов и эпителиальных клеток. Таким образом, сетчатка анатомически оказывается как бы вывернутой наизнанку. Однако возникающие при этом функциональные проблемы незначительны, ибо кровеносные сосуды малы, а нерв-

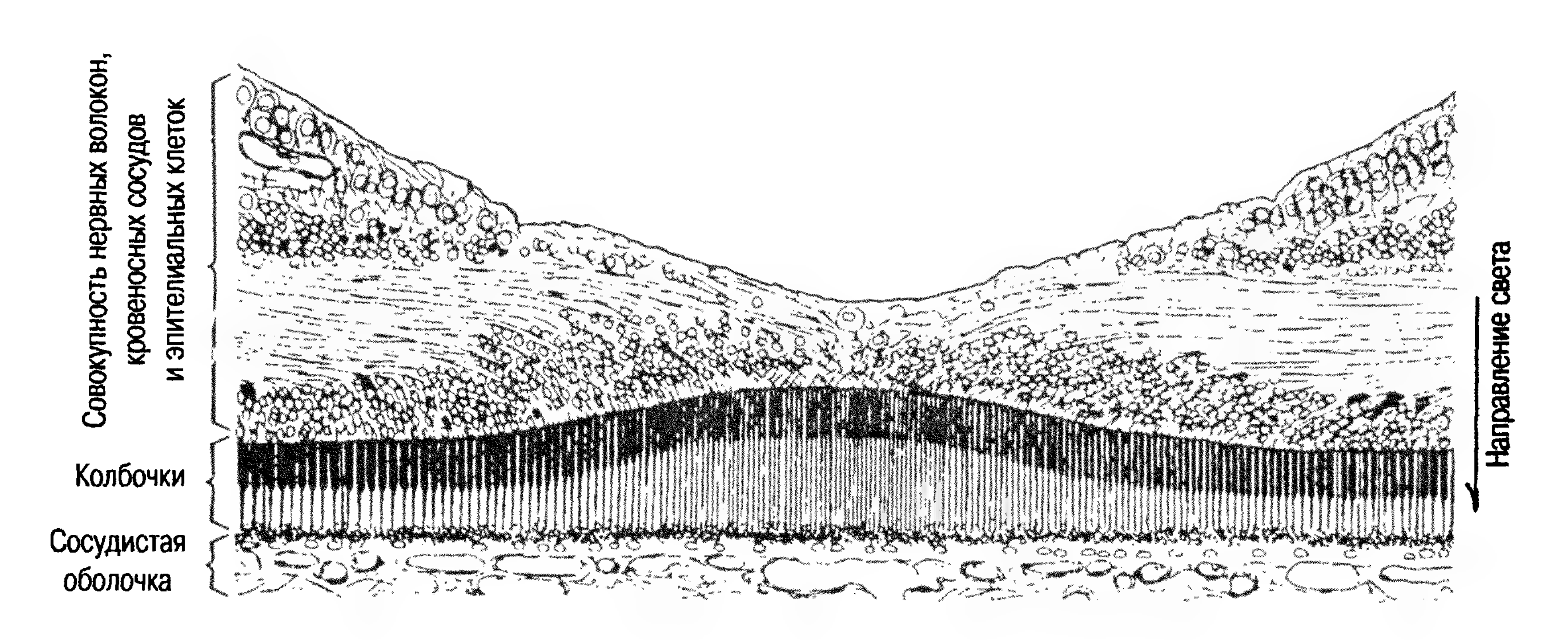


Рис. 3.13. Разрез центральной ямки сетчатки человека

На рисунке представлены колбочки и слой нейронов над ними, содержащий переплетение нервных волокон и кровеносных сосудов В центре слоя колбочки тонкие, длинные и плотно прилегают друг к другу. Обратите внимание на то, что паутина сосудов и волокон над колбочками в центре значительно тоньше, чем по краям. Это снижает интерференцию и искажение входящих световых лучей и облегчает их подход к колбочкам. (*Источник*: S Polyak. *The Vertebrate Visual System* Chicago: University of Chicago Press, 1957, p 276)

ные волокна и связанные с ними клетки относительно прозрачны. Более того, как следует из рис. 3.13, нервные клетки центральной ямки расположены так, что они не мешают попадающему в глаз свету.

По цепочке нейронных связей стимулирование палочек и колбочек передается через сетчатку к зрительному нерву, который, в свою очередь, посылает сигналы зрительной зоне мозга. Некоторые типы нейронных связей представлены на рис. 3.10, из которого следует, что между фоторецепторами и волокнами зрительного нерва существуют как горизонтальные, так и вертикальные коммуникации. Сетчатка на самом деле представляет собой *сеть* (по-латыни сеть — *rete*), систему взаимосвязей. Начнем с рассмотрения цепи вертикальных связей между фоторецепторами и зрительным нервом. Группы палочек (иногда вместе с колбочками) и колбочки (иногда только они) связаны с *промежуточными клетками*, называемыми **биполярными** (буквально — «клетками, имеющими два конца»). Биполярные клетки, в свою очередь, связаны с **ганглиозными клетками**, аксоны которых входят в состав зрительного нерва

Помимо промежуточных биполярных и ганглиозных клеток существуют также и два слоя горизонтальных связей, образованных прилегающими друг к другу биполярными и ганглиозными клетками. Как следует из рис. 3.10, одна группа клеток, названных в соответствии со своим положением *горизонтальными клетками*, создает нейронную сеть, проходящую через тот слой сетчатки, который лежит между фоторецепторами и биполярными клетками. Клетки второго типа, создающие латеральные (боковые) связи, *амакриновые клетки* (буквально — клетки без аксонов), лежат между биполярными и ганглиозными клетками. Одной из функций этих боковых связей является создание такого взаимодействия между соседними клетками, при котором возможна модификация сигналов, поступающих от фоторецепторов. Например, совместное стимулирование нескольких соседних фоторе-

цепторов оказывает на каждый из них влияние, отличное от того, которое он испытывает, если стимулируется отдельно от других. Это явление, называемое *латеральным ингибированием* (*торможением*), описано в главе 6.

Острота и чувствительность. С расположением палочек и колбочек относительно биполярных и ганглиозных клеток непосредственно связаны некоторые важные функции. Общее количество биполярных и ганглиозных клеток на периферии сетчатки значительно меньше, чем количество палочек. А это значит, что каждая биполярная и ганглиозная клетка получает сигнал от большого числа палочек, т. е. имеет место нейронная связь, называемая *пространственной суммацией*. На самых удаленных от центральной ямки участках сетчатки с одной биполярной клеткой могут быть связаны несколько сотен палочек, вследствие чего активность очень большого числа палочек может определяться одной клеткой-посредником. Напротив, в богатом колбочками участке сетчатки — в центральной ямке — количество колбочек практически равно количеству промежуточных клеток. В центральной ямке многие колбочки имеют «собственные» биполярную и ганглиозную клетки и связаны с ними независимо от других колбочек. Следовательно, у колбочек меньше связей, чем у палочек (т. е. пространственная суммация выражена слабее), и самая прямая трансмиссия между сетчаткой и зрительным нервом осуществляется колбочками центральной ямки.

Рассмотрим функциональное значение нейронных связей палочек и колбочек с биполярными клетками, через которые они связаны с ганглиозными клетками. То, что несколько палочек «сообща владеют» одной ганглиозной клеткой, означает, что имеет место *конвергенция*, или *суммирование*, информации от рецепторов, занимающих существенную часть сетчатки, на одной ганглиозной клетке (т. е. высокая пространственная суммация). Подобная конвергенция стимулирования увеличивает вероятность того, что обычная ганглиозная клетка достигнет энергетического уровня, необходимого для возникновения потенциала действия (рис. 3.14).

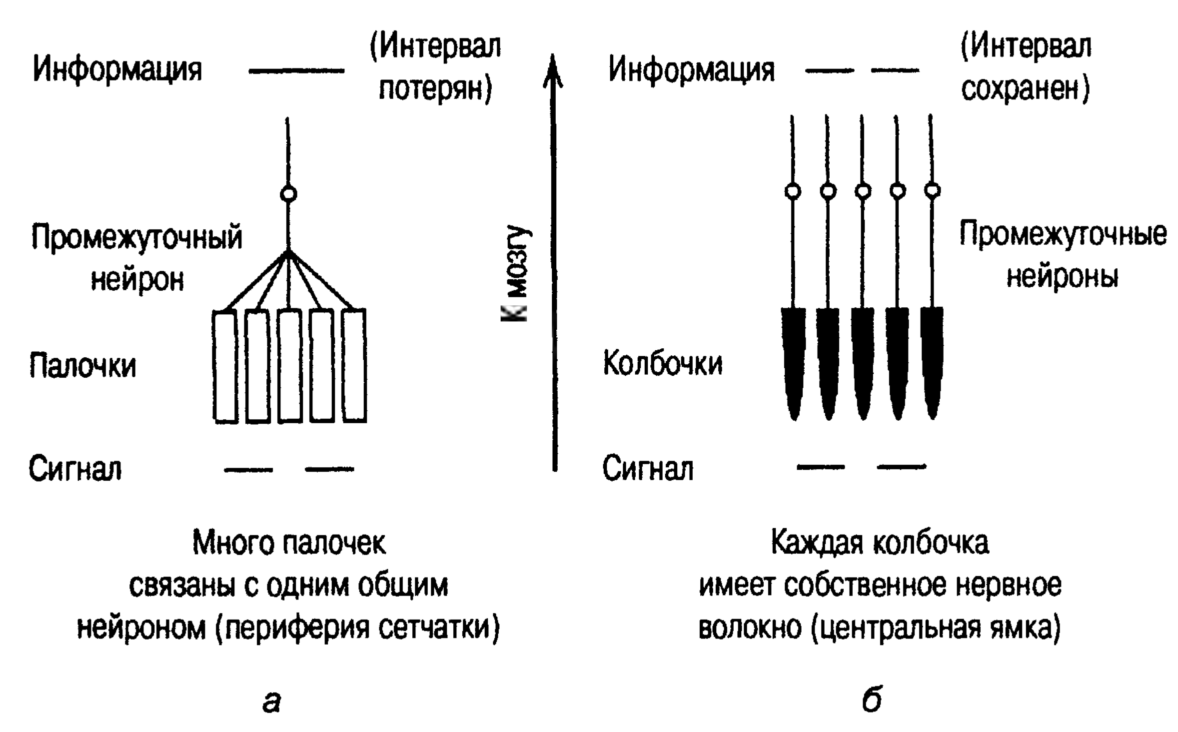


Рис. 3.14. Схема нейронных связей палочек и колбочек с промежуточными нейронами

а – сигналы от нескольких палочек сходятся на одном нейроне. Результатом является высокая чувствительность и низкая острота зрения, а также потеря информации об интервале между сигналами. *б* – конвергенция сигналов от колбочек отсутствует, и острота зрения высока

Подобная связь, когда много палочек связаны с одним биполярным нейроном, увеличивает **чувствительность,** способность видеть при *низких* уровнях освещенности. Помимо суммирования сигналов на общей ганглиозной клетке палочки имеют и другое преимущество: для своей активации единичная палочка требует меньше света, чем единичная колбочка. Поэтому, хотя единичные сигналы и могут быть слабыми, «встречаясь» на общей ганглиозной клетке, они благодаря кумулятивному эффекту оказываются достаточно сильными для того, чтобы вызвать ее активацию.

Конвергенция сигналов от нескольких палочек на одной промежуточной ганглиозной клетке помогает объяснить, почему при очень слабом освещении мы лучше видим цель, когда смотрим на нее не прямо, а боковым зрением. При этом мы направляем взгляд таким образом, что изображение того, что мы хотим увидеть, попадает на палочки, которые более чувствительны, чем колбочки. Именно это и происходит, когда мы ночью пытаемся рассмотреть слабую звезду: она лучше видна, если не фиксировать свой взгляд непосредственно на ней. Именно тогда изображение попадает на чувствительные палочки периферии сетчатки, а не на центральную ямку, состоящую сплошь из колбочек.

При схождении на одной ганглиозной клетке сигналов от нескольких палочек результирующий сигнал меньше суммы единичных сигналов от всех палочек. **Острота** — способность видеть мелкие детали — соответственно уменьшается, если стимулируются только одни палочки. Как отмечалось выше, колбочки центральной ямки меньше подвержены пространственной суммации. Их связь с ганглиозными клетками более прямая, и они имеют относительно независимый, или «собственный», выход на мозг. Следствием этого является то, что колбочки центральной ямки значительно лучше приспособлены к передаче независимой информации об источнике их стимулирования, информации, необходимой для идентификации признаков сигналов и их мельчайших деталей, чем палочки. Сказанное позволяет сделать вывод о том, что центральная ямка «специализируется» на четком зрении, включая и восприятие деталей. Когда мы смотрим прямо на предмет, чтобы хорошо рассмотреть его во всех подробностях, мы автоматически направляем наш взгляд так, что изображение предмета попадает непосредственно на центральную ямку. Правильность этого вывода может быть подтверждена экспериментально.

Экспериментальное подтверждение

Острота зрения центральной ямки

Продемонстрировать остроту зрения центральной ямки очень легко: для этого достаточно направить взгляд на букву «**Х**», расположенную в центре фразы:

*острота зрения максимальна, когда «**Х**» проецируется на центральную ямку.*

Текст располагается на расстоянии, равном примерно 12 дюймам (около 30 см).

Разумеется, вы увидите Х, но кроме этой буквы – всего лишь несколько соседних слов или букв с обеих сторон. То, что хорошо видно, видно благодаря стимуляции центральной ямки; изображение более удаленных слов и букв падает на периферию сетчатки, и, как вы только что сами убедились, палочки не очень эффективны, когда речь идет о восприятии деталей.

Завершая этот раздел, следует отметить, что в то время как зрительной системе человека свойственны и чувствительность при плохом освещении (благодаря палочкам), и острота при ярком свете (благодаря колбочкам), о зрительных системах большинства видов этого сказать нельзя. Зрение животных, ведущих преимущественно ночной образ жизни, — мышей, крыс, кошек — определяется в первую очередь палочками. В соответствии с этим оно не очень острое, но в высшей степени чувствительное (во многих случаях значительно более чувствительное, чем зрение человека). Зрение животных, активных приемущественно в светлое время суток, например птиц, напротив, определяется в первую очередь колбочками и отличается чрезвычайной остротой (нередко превышающей остроту зрения человека) в ущерб чувствительности. Все это позволяет сделать вывод о том, что практическая целесообразность зрительной системы того или иного вида, а также доминирующая роль в ней палочек или колбочек, тесно связаны с освещенностью естественных мест их обитания.

Подводя итог, можно сделать вывод о том, что увеличение остроты зрения сопровождается уменьшением его чувствительности. Сравнительно изолированные связи колбочек обеспечивают бо́льшую остроту, а конвергенция нескольких палочек на одной промежуточной ганглиозной клетке — бо́льшую чувствительность. Палочки и колбочки по-разному связаны с промежуточными биполярными и ганглиозными клетками, и этим объясняется тот факт, что чувствительность развивается за счет остроты. Схематически это явление иллюстрируется рис. 3.14. (Более подробно вопрос об остроте зрения будет обсужден в следующей главе.)

Изменение положения глаза: движения и расположение

В этом разделе мы рассмотрим два аспекта зрения: мобильность глаза — его способность двигаться независимо от головы или тела — и положение глаз на голове — фронтальное или латеральное.

Движения глаз

Глаза человека находятся в углублениях черепа и способны вращаться. Движением глаза управляют три пары мышц, называемых *глазодвигательными, или окуломоторными мышцами* (рис. 3.15).

Движения глаз позволяют нам удерживать на сетчатке изображения двигающихся объектов — следить за объектами, плавно переводя взгляд, не поворачиваясь и не поворачивая головы. Без автономных движений глаз точность, быстрота и общая эффективность получения нами информации об окружающем мире значительно снизились бы.

Глаза животных многих видов лишены возможности двигаться автономно. Например, глаза ночной совы столь велики для ее сравнительно небольшого черепа, что едва не касаются друг друга. В глазницах нет свободного места, в котором могли бы разместиться мышцы, управляющие движением глазного яблока. Вследствие этого глаза совы неподвижны, и чтобы получать визуальную информацию, ей при-

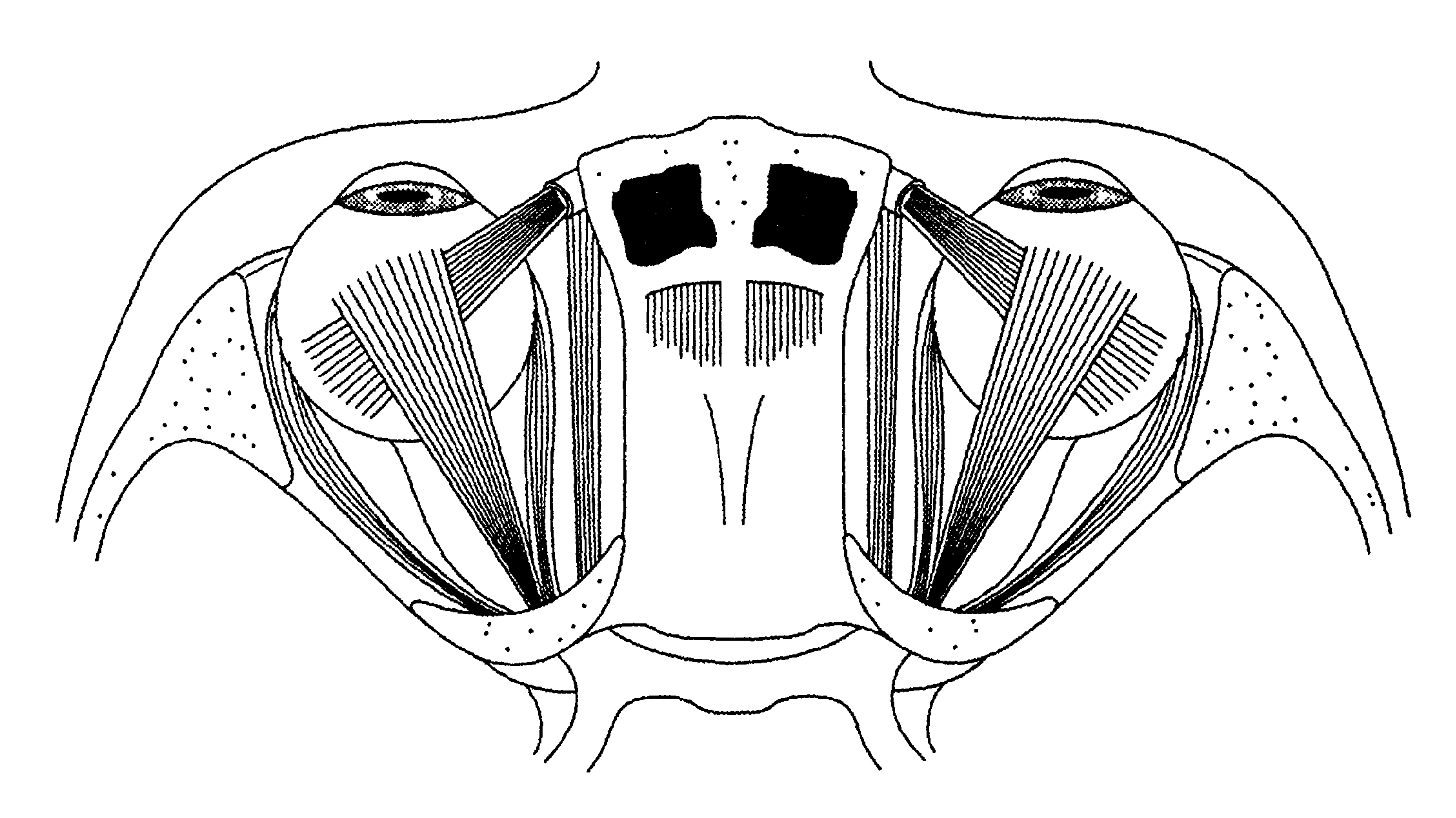


Рис. 3.15. Окуломоторные мускулы глаза человека (разрез головы, вид сверху)
Глазное яблоко управляется шестью мускулами, которые двигают его и позволяют ему плавно изменять направление взгляда. (*Источник:* G. L. Walls. *The Vertebrate Eye and its Adaptive Radiations*, New York; Hafner, 1963)

ходится вертеть головой. По данным Уоллса (Walls, 1963), сова может поворачивать голову на 270° или более, так что в известном смысле шейные мускулы заменяют ей глазные. У некоторых ракообразных возможности визуально оценивать окружающую обстановку еще более ограничены, поскольку их глаза являются частью головы и неподвижны. Чтобы эти живые организмы могли получить зрительную информацию, необходимы движения всего тела, что существенно уменьшает способность следить за перемещающимися объектами. (Более подробно о движениях глаз сказано в одном из разделов следующей главы.)

Расположение глаз и поле зрения

Глаза позвоночных расположены либо фронтально, либо латерально. Примеры латерального расположения глаз у животных-жертв (кролика) и фронтального у животных-хищников (кошка) представлены на рис. 3.16, *а*.

Как следует из рис. 3.16, животные, глаза которых расположены латерально, например кролик, как правило, имеют две не зависящих друг от друга области *монокулярного* зрения и небольшой участок поля зрения, который видят оба глаза (так называемое *бинокулярное перекрывание*), что дает относительно широкий общий обзор. Латерально расположенные глаза, безусловно, являются результатом анатомической адаптации животных-жертв, постоянно ожидающих нападения хищника. Их выживание зависит от того, вовремя ли они увидят врага, с какой бы стороны тот ни появился, и успеют ли скрыться от него. В качестве примера панорамного зрения рассмотрим зрение кролика, одного из самых беззащитных млекопитающих. Как показано на левой части рис. 3.16, *б*, глаза кролика имеют области монокулярного зрения с углами, равными примерно 170°, кроме того, оба глаза имеют два небольших участка бинокулярного перекрывания — спереди и сзади.

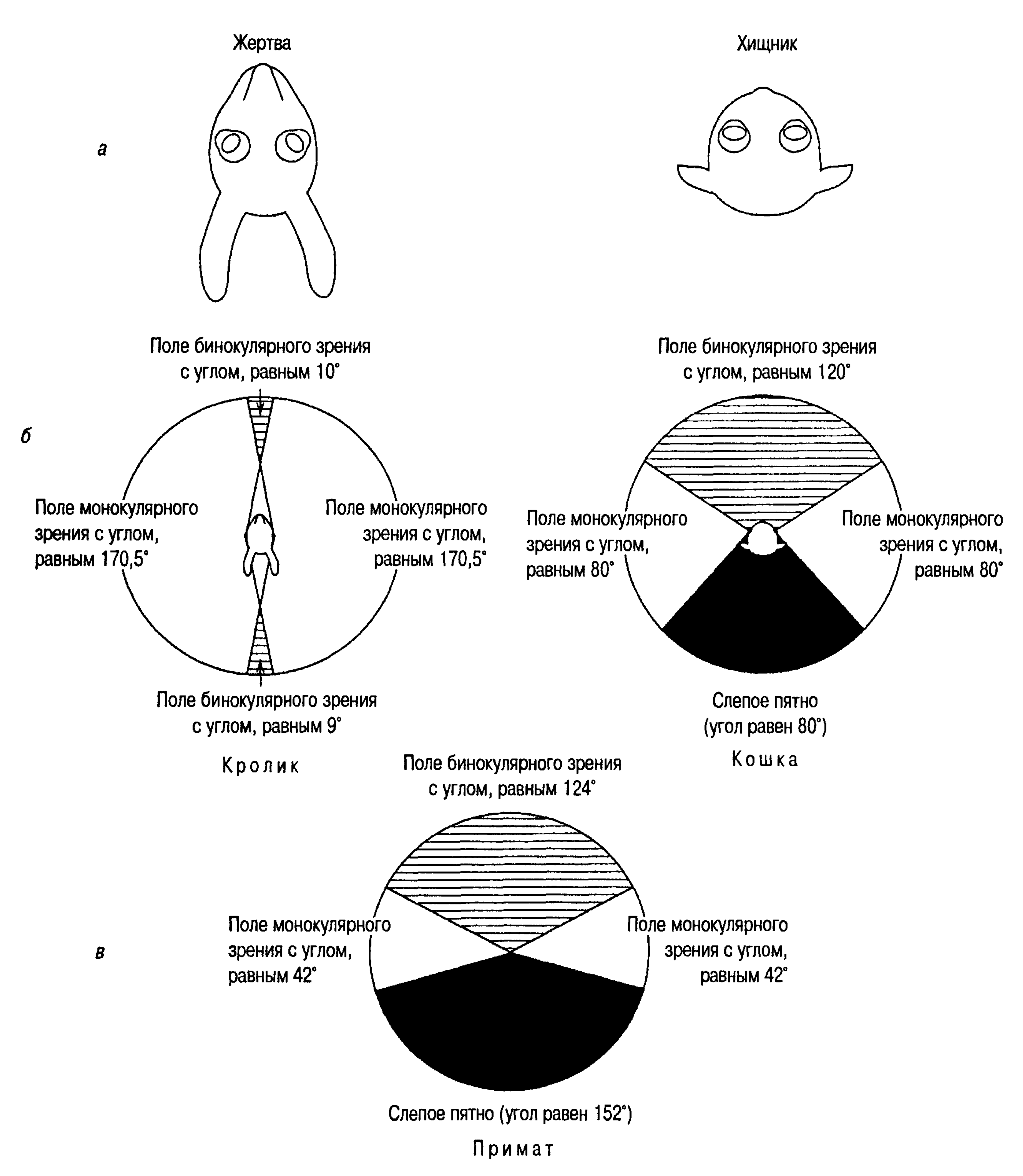


Рис. 3.16. Расположение глаз и поле зрения

а – глаза кролика, типичного животного-жертвы, расположены так, что их взгляд направлен вбок. Фронтально расположенные глаза кошки, типичного хищника, смотрят вперед. *б* – поле зрения кролика: каждый глаз имеет область монокулярного зрения, угол которого равен примерно 170°, плюс небольшую область бинокулярного зрения впереди и позади себя, благодаря чему кролик видит панораму окружающей обстановки. Поле зрения кошки представляет собой относительно большую область бинокулярного зрения – область, видимую обоими глазами, – не зависимые друг от друга две области монокулярного зрения и слепое пятно. *в* – поле зрения примата, глаза которого расположены фронтально. Фронтальное расположение глаз уменьшает общее поле зрения, но облегчает выполнение действий, требующих восприятия глубины. (*Источник*: основано на Duke-Elder, 1958)

У животных с фронтально расположенными глазами — к ним относятся такие типичные хищники, как кошка, — напротив, монокулярные сегменты поля зрения сравнительно невелики, однако велики как участки бинокулярного перекрывания. Иными словами, они имеют относительно большие участки поля зрения, посылающие одинаковую визуальную информацию обоим глазам. Как показано на правой части рис. 3.16, *б*, угол бинокулярного зрения кошки равен 120°. Несмотря на то что при этом общее поле зрения сужается, большая степень бинокулярного перекрывания дает и существенные преимущества. Она улучшает восприятие глубины и расстояния и делает возможным определение положения объекта в пространстве. Эти способности особенно важны для хищников и для таких животных, как приматы (включая человека; см. рис. 3.16, *в*), которые должны уметь правильно оценивать глубину для того, чтобы брать и удерживать различные предметы, а в случае животных, живущих на деревьях, — и совершать прыжки. Таким образом, выбор между фронтальным и латеральным зрением — это своего рода компромисс (выбор одного за счет другого), и предпочтительным для данного биологического вида является тот из этих вариантов, который обеспечивает выживание.

Аккомодация

Выше уже отмечалось, что световые лучи, проникая через глазное яблоко, преломляются в роговице. Затем благодаря динамическому и автоматическому процессу, называемому **аккомодацией**, они преломляются в хрусталике. Аккомодация — это механизм изменения формы хрусталика, благодаря которому изображение четко фокусируется на сетчатке. Чем хрусталик площе, тем меньше степень преломления световых лучей; чем он более выпуклый, тем в большей степени они преломляются, т. е. тем выше степень рефракции. Иными словами, аккомодация делает возможной тонкую настройку хрусталика, благодаря чему он фокусирует лучи света, отражающиеся от объектов, которые находятся на разных расстояниях от него.

Чтобы понять, что такое аккомодация, следует помнить, что попадающие в глаз световые лучи преломляются и сходятся в одной точке на сетчатке. Однако лучи, отраженные от расположенного поблизости раздражителя, отличаются от тех, которые поступают от отдаленных предметов; лучи, отраженные от предмета, удаленного от глаза более чем на 50 см, практически параллельны друг другу, они легко преломляются и фокусируются на сетчатке. В отличие от них лучи, отраженные от предмета, расположенного сравнительно близко от глаза, в известной мере дивергентны, и точка их схождения (точка фокуса) оказывается за сетчаткой. (На самом деле недостаточно преломленные лучи не проходят сквозь сетчатку, а образуют на ней размытое, несфокусированное изображение.) Как правило, этого не происходит благодаря аккомодации. Для фокусирования на расположенных поблизости объектах хрусталик изменяет свою кривизну, благодаря чему попадающие на него световые лучи сходятся точно на сетчатке и появляется четкое изображение. На рис. 3.17 представлено изменение формы хрусталика в зависимости от того, на каком расстоянии от глаза находится рассматриваемый предмет.

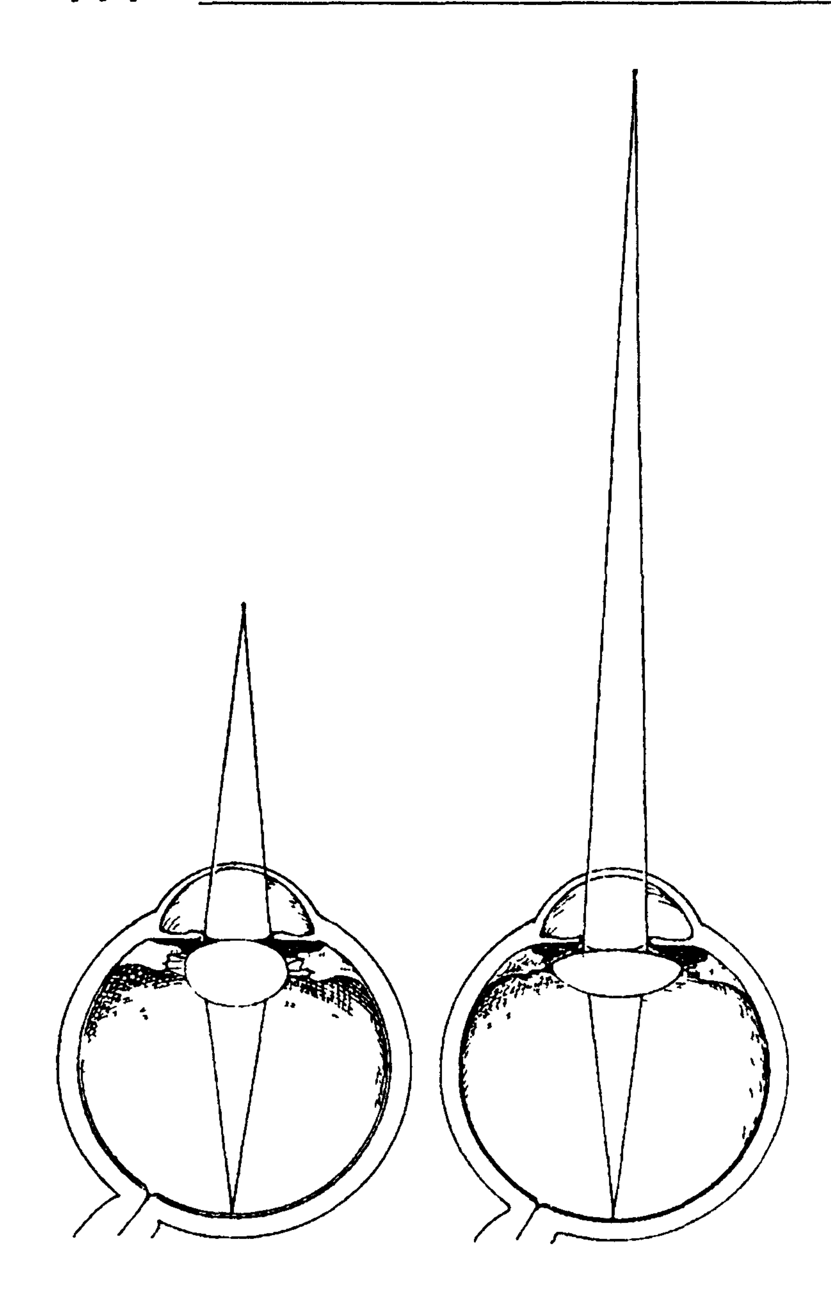


Рис. 3.17. Аккомодация

Чтобы сфокусировать свет, падающий от относительно удаленного предмета, хрусталик должен быть практически плоским (справа), а для фокусирования дивергентных лучей от близлежащего предмета – выпуклым (слева)

Способность глаза к аккомодации — особенность позвоночных, находящихся на достаточно высоком уровне развития, и у разных видов она проявляется по-разному. Не вдаваясь в подробности, можно сказать, что в основе получения позвоночными сфокусированного изображения лежат два различных механизма аккомодации — изменение расстояния между сетчаткой и хрусталиком и изменение кривизны последнего. Первый механизм аналогичен механизму фокусирования, использованному в фотоаппаратах. Объектив фотоаппарата выдвигается вперед, если нужно сфотографировать то, что находится поблизости, или перемещается назад при наведении фокуса на удаленные предметы. Подобный механизм аккомодации свойствен, в частности, рыбам

Механизм аккомодации, свойственный млекопитающим, основан на изменении кривизны хрусталика. Изменение формы хрусталика происходит за счет сокращения или расслабления ресничной мышцы, соединенной с хрусталиком связками, удерживающими последний на определенном месте. (Речь идет о связках хрусталика, представленных на рис. 3.8.) При фокусировании глаза на удаленных предметах ресничная мышца расслабляется и хрусталик становится относительно плоским. При фокусировании на предметах, расположенных на небольшом удалении от глаза, ресничная мышца сокращается, вызывая искривление хрусталика, в результате чего он и принимает форму, близкую к сферической.

Возможности аккомодации не беспредельны. По мере того как предмет постепенно приближается к глазу, ресничная мышца сокращается, искривляя хрусталик. Однако когда предмет оказывается на некоем критическом расстоянии, даже при максимально возможном сокращении мышцы он не будет виден. Причина подобного явления заключается в том, что степень расхождения световых лучей, отражающихся от очень близко расположенного предмета, весьма велика, вследствие чего даже при предельном сокращении ресничной мышцы степень их рефракции недостаточна для того, чтобы на сетчатке возникло изображение. Самое близкое расстояние, на котором еще возможно четко рассмотреть предмет при максимальной аккомодации, называется **ближайшей точкой ясного видения**, или ближайшей точкой аккомодации. Следовательно, изображение предмета, находящегося на более близком расстоянии к глазу, будет несфокусированным, или размытым. Если

по какой-либо причине мы вынуждены долго рассматривать предметы на расстоянии, сопоставимом с ближайшей точкой ясного видения, например на расстоянии 15 см или меньше, ресничная мышца быстро устает, и глаз напрягается. Как правило, чтобы в течение длительного времени рассматривать предметы, находящиеся на близком расстоянии от глаз, нужны оптические приборы.

Аккомодационная система человека формируется в младенчестве. Новорожденный ребенок, возраст которого — 1 месяц или менее, видит только те предметы, которые расположены на расстоянии примерно 19 см (Haynes, White & Held, 1965). Изображения предметов, расположенных ближе или дальше, лишены четкости, и эта размытость пропорциональна расстоянию. Однако в течение второго месяца жизни аккомодационная система начинает отвечать на приближение или удаление предметов адаптивно, а аккомодационная система девятинедельного ребенка уже функционирует, как аккомодационная система взрослого (Banks, 1980).

Экспериментальное подтверждение

Аккомодация

Рассматривая расположенные вблизи и удаленные предметы, вы можете легко понять, что такое аккомодация хрусталика. Закройте один глаз и сфокусируйте взгляд на предмете, расположенном на расстоянии 15–20 футов (примерно 4,5–6 м), таким образом, чтобы получить его четкое изображение. Сфокусировав взгляд на удаленном предмете и держа указательный палец в поле зрения, медленно приближайте его к себе. Когда палец окажется возле лица, его изображение будет размыто. В этот момент ресничная мышца расслаблена, вследствие чего хрусталик почти плоский; хотя плоский хрусталик позволяет вам получить четкое изображение удаленных предметов, для получения четкого изображения близлежащих предметов подобной кривизны недостаточно. Следующее задание: расположите указательный палец на расстоянии примерно 12 дюймов (30 см) от лица и сфокусируйте взгляд на его кончике. Сейчас вы четко видите кончик своего пальца, но изображения более удаленных предметов будут не в фокусе. При этих условиях ресничная мышца сокращается и хрусталик искривляется; это позволяет вам сфокусировать взгляд на близко расположенном предмете, но хрусталик подобной формы неэффективен для получения четкого изображения удаленного предмета.

Хотя аккомодация – рефлекторный процесс, протекающий таким образом, что мы этого не осознаем, при определенных обстоятельствах его можно «почувствовать». Чтобы убедиться в этом, закройте один глаз и расположите какой-нибудь текст на расстоянии, равном примерно 12 дюймам (30 см), таким образом, чтобы вам было удобно читать его. Затем начните медленно приближать текст к лицу до тех пор, пока он не начнет «расплываться». Держите текст на этом расстоянии столько времени, сколько потребуется для того, чтобы вы начали чувствовать некоторое напряжение. (Это расстояние и есть ваша ближайшая точка ясного видения.) Напряжение, которое вы чувствуете, – результат нагрузки на сокращающуюся ресничную мышцу, регулирующую кривизну хрусталика.

Аномалии рефракции

Пресбиопия (старческая дальнозоркость). Способность человеческого глаза к аккомодации с годами уменьшается, что приводит к аномалии рефракции, называемой **пресбиопией** (в переводе с греческого — «старый глаз»). С возрастом эластичность хрусталика постепенно уменьшается, он склерозируется, или твердеет,

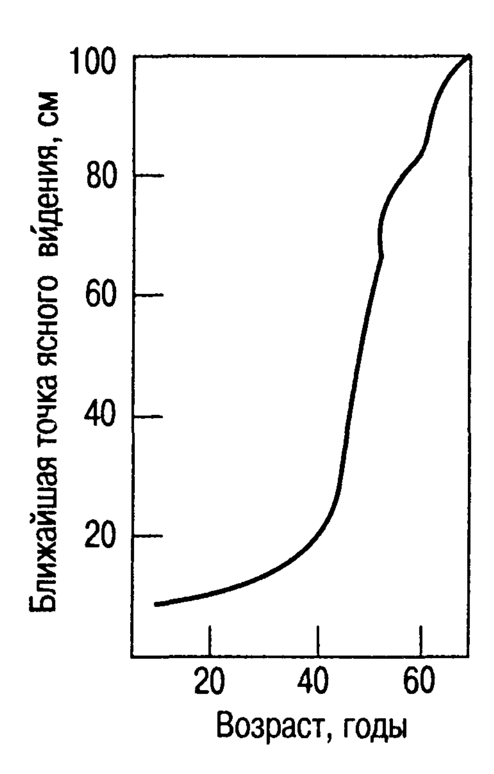


Рис. 3.18. Зависимость ближайшей точки ясного ви́дения от возраста. Ближайшая точка ясного ви́дения – минимальное расстояние, на котором предмет виден четко, с возрастом увеличивается

в результате чего ресничной мышце становится все труднее изменять его кривизну так, как это необходимо для сведения дивергентных световых лучей, отражающихся от близлежащих предметов. Одним из последствий пресбиопии является уменьшение рефракции хрусталика и, как следует из рис. 3.18, увеличение с возрастом расстояния, соответствующего ближайшей точке ясного видения.

Следовательно, те пожилые люди, чьи хрусталики не подверглись коррекции, чтобы четко видеть текст, нередко вынуждены держать его на значительном расстоянии от глаз. К счастью, эта ситуация легко исправляется с помощью очков для чтения. Очки для чтения — это выпуклые линзы, преломляющие дивергетные световые лучи, отражающиеся от близлежащих предметов.

Гиперметропия (дальнозоркость). Когда ресничная мышца расслаблена, *эмметропический,* или оптически нормальный, глаз образует на сетчатке изображение удаленного предмета. Эта ситуация графически изображена на рис. 3.19, *а*.

По мере уменьшения расстояния между глазом и объектом дивергенция световых лучей становится более заметной. Следовательно, чтобы вызвать их преломление, достаточное для конвергенции на сетчатке, хрусталик должен стать толще (или искривиться), в противном случае лучи сфокусируются за сетчаткой и изображение будет размытым. Такая рефракция называется **гиперметропией**, или *дальнозоркостью* (ее также называют **гиперопией**). Графически это явление представлено на рис. 3.19, *б*. Гиперметропия возникает вследствие недостаточной способности хрусталика вызывать сведение лучей, что обусловленно его слабостью, либо тем, что сетчатка расположена слишком близко к хрусталику. Хотя гиперметропический глаз адекватно фокусирует параллельные лучи, отражающиеся от удаленного предмета (за счет избыточного напряжения ресничной мышцы. — *Примеч. ред.*), он не может надлежащим образом фокусировать дивергентные лучи, отражающиеся от близлежащих объектов. Гиперметропия корригируется с помощью *выпуклых* линз, увеличивающих преломляющую способность глаза.

Миопия. То, что происходит с глазом при **миопии,** или близорукости, представлено на рис. 3.19, *в*. Миопия является наиболее распространенной формой проявления аномалии рефракции, от которой страдают примерно 25 % всего взрослого населения (Zadnik et. al., 1994). Миопия — это неспособность хрусталика фокусировать лучи, отражающиеся от удаленных предметов. Близорукость является следствием ряда факторов, однако особенно часто встречаются две формы: 1) *аксиальная (осевая) миопия,* возникающая за счет того, что глазное яблоко имеет слишком удлиненную для нормальной преломляющей способности хрусталика форму, и 2) *рефракционная миопия,* при которой роговица и хрусталик аномально преломляют входящие световые лучи. Проблема миопического глаза заключается в том, что в то время как он может эффективно фокусировать на сетчатке дивергентные

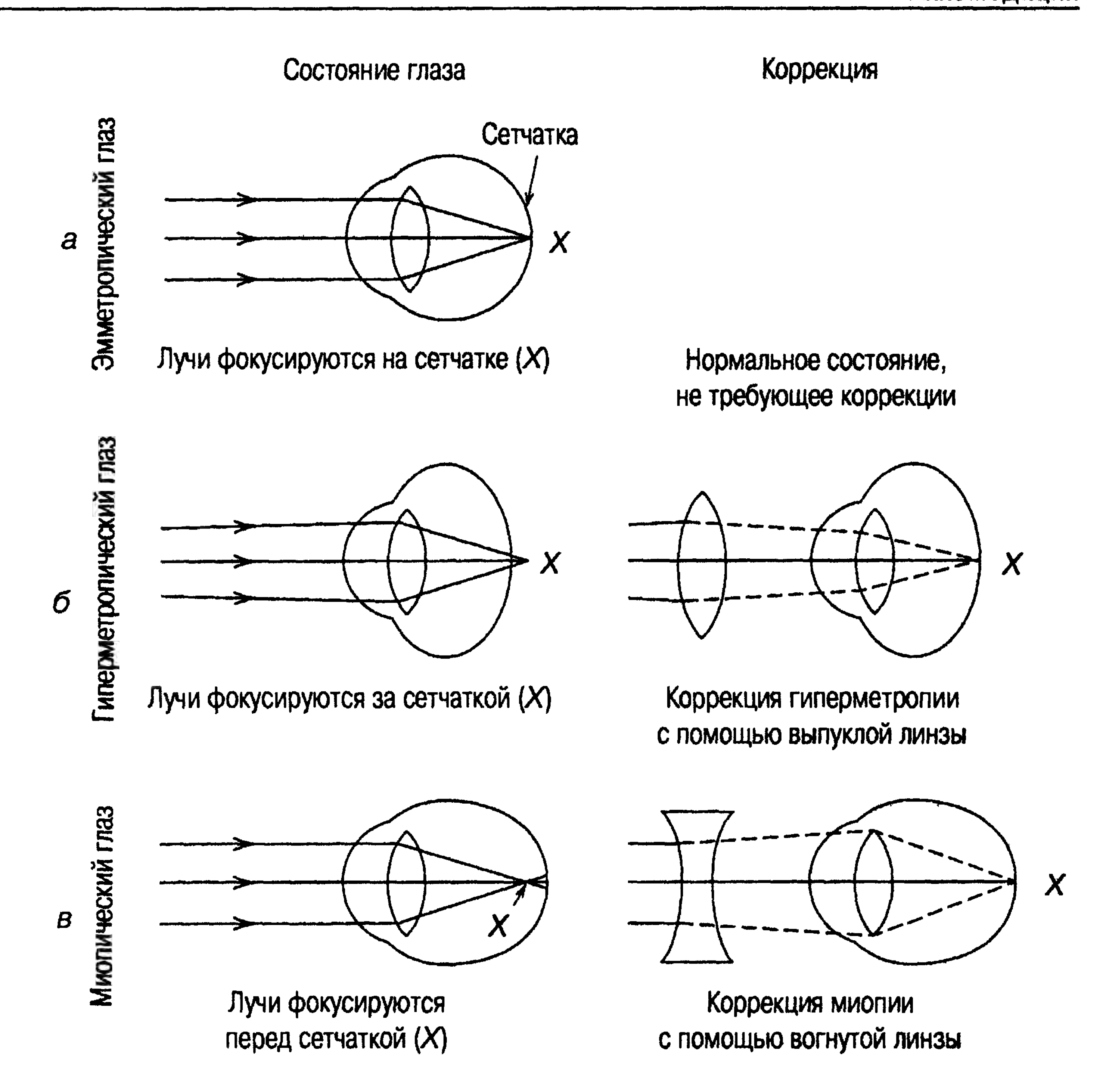


Рис. 3.19. Три рефракционных состояния глаза и соответствующие им коррекционные линзы, фокусирующие световые лучи на сетчатке

а – эмметропический (нормальный) хрусталик без всякой коррекции фокусирует на сетчатке световые лучи, отражающиеся от удаленного предмета (на рисунке фокус обозначен буквой *X*). *б* – при гиперопии (дальнозоркости) хрусталик не справляется в достаточной мере с рефракцией дивергентных световых лучей, отражающихся от близлежащих предметов, вследствие чего такие лучи фокусируются за сетчаткой. Как показано на правой части рисунка *б*, использование выпуклой линзы, конвергирующей световые лучи, устраняет эту аномалию. *в* – при миопии (близорукости) хрусталик излишне преломляет и конвергирует световые лучи, отражающиеся от удаленных предметов, вследствие чего они фокусируются перед сетчаткой. Решение этой проблемы – использование вогнутых линз, обеспечивающих дивергенцию таких лучей (правая часть рисунка *в*)

лучи, отражающиеся от близлежащих предметов, он не справляется с точной фокусировкой параллельных лучей, которые отражаются от предметов, находящихся на значительном расстоянии. Такие лучи фокусируются перед сетчаткой. Корректировка миопии возможна с помощью вогнутых линз, которые способствуют дивергенции лучей, компенсируя тем самым слабую преломляющую способность миопического глаза, и фокусируют лучи на сетчатке. (В данном контексте заслуживает упоминания развивающееся направление офтальмологии — хирургическая коррекция миопической рефракции, основанная на изменении кривизны роговицы

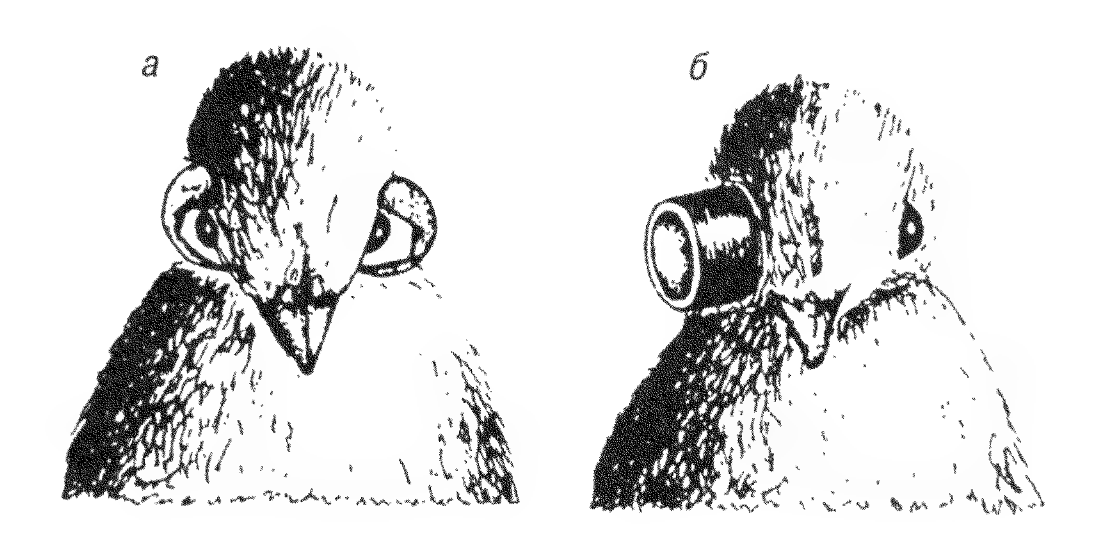


Рис. 3.20. Специальные наглазники, использованные для уменьшения поля зрения и надетые сразу после появления цыплят на свет

а – только фронтальное поле зрения. *б* – только латеральное поле зрения. Было высказано предположение, что цыплята, поле зрения которых было ограничено исключительно фронтальным полем зрения, – «более близоруки», чем те, которые «пользовались» боковым зрением. (Рис. по фотографии, любезно предоставленной Дж. Уоллманом)

с помощью лазера, — процесс, названный *лазерной* или *фоторефракторной кератотомией*.)

Развитие миопии. По мнению многих исследователей, миопия представляет собой явление, имеющее наследственную основу (Gwiazda, Thorn & Bauer, 1993; Zadnik et al., 1994). Дети близоруких родителей чаще бывают близорукими, чем дети тех, кто не страдает этим недугом. Более того, еще до появления признаков миопии дети близоруких родителей, как правило, имеют более удлиненные, чем обычные, глазные яблоки, напоминающие продолговатые глазные яблоки, типичные для миопии (Zadnik et al., 1994).

Однако есть и свидетельства в пользу того, что миопия связана также и с условиями жизни. Так, Янг (Young, 1970) отмечал, что, возможно, миопия отчасти является результатом того, что в детстве человек часто выполнял работу, которую нужно было делать на близком расстоянии и которая требовала продолжительной аккомодации (например, при обучении чтению). Иными словами, возможно существование причинно-следственной связи между избыточной работой на близком расстоянии и миопией (Curtin, 1970; Wiesel & Raviola, 1986). Этот подход иногда называются **теорией близкой работы,** или **чрезмерных нагрузок на «близкое зрение»** (Angle & Wissman, 1980; Owens & Wolf-Kelly, 1987).

Свидетельство в пользу приобретенного характера миопии получено при изучении животных. Результаты одного из исследований свидетельствуют о том, что почти 70 % котят из группы, лишенной возможности видеть удаленные предметы (т. е. вынужденной пользоваться только «близким зрением»), становились близорукими, в то время как 90 % котят из контрольной группы, у которых было много возможностей использовать «дальнее зрение», становились дальнозоркими (Rose, Yi non & Belkin, 1974). Аналогичные результаты получены и при изучении птиц. Цыплята, визуальные возможности которых были сразу же после их появления на свет ограничены полем фронтального зрения (с помощью специальных наглазников, см. рис. 3.20), за 4–7 недель становились чрезвычайно близорукими, а зрение

цыплят, пользовавшихся только боковым зрением, ничем не отличалось от зрения нормальных птиц (Schaeffel, Glasser & Howland, 1988; Wallman et al., 1987).

Литературные данные свидетельствуют также о том, что можно вызвать аномалии рефракции и у приматов (макак), если с момента рождения и до достижения ими возраста 1 года искусственно ограничить возможности их зрительной системы (Raviola & Wiesel, 1985; Wiesel & Raviola, 1986).

Хотя причины возникновения миопии до сих пор точно не установлены, проведенные исследования свидетельствуют о том, что специфическое воздействие на зрительную систему, особенно ограничение форм зрения, расфокусированное зрение, чрезмерное увлечение работой на близком расстоянии, например длительное чтение, могут приводить к аномалиям рефракции и, возможно, изменяют строение глаза (Wallman et al., 1987; Wiesel & Raviola, 1986; Stone, 1997). Кроме того, Квинн и его коллеги (Quinn et al., 1999) установили, что существует положительная корреляция между возникновением миопии у младенцев и их ночным сном при искусственном освещении. На основании всех этих данных было высказано предположение, что определенный контролируемый визуальный опыт (т. е. изменение поведения) может уменьшить вероятность возникновения некоторых форм близорукости (Rosen, Schiffman & Cohen, 1984; Rosen, Schiffman & Myers, 1984). Исходя из представленных выше данных предположение о том, что возникновение близорукости связано как с генетическими, так и с внешними факторами, представляется вполне обоснованным.

Аберрации хрусталика

На фокусирование световых лучей на сетчатке влияют не только аномалии рефракции, непосредственно связанные с аккомодацией хрусталика, но и не связанные с ней. Рисунок 3.21, *а* иллюстрирует аномалию рефракции, называемую **сферической аберрацией**: световые лучи, проходящие через периферические участки сферического хрусталика, преломляются сильнее и фокусируются ближе к нему, чем лучи, проходящие через его центр.

Вместо того чтобы встретиться в общей фокальной точке, лучи, прошедшие через центр и периферию хрусталика, скорее всего, встретятся в разных точках и рассеются по некоему участку, образовав «нечеткий круг». Без коррекции подобная ситуация приводит к получению весьма расплывчатого изображения. Однако некоторые функциональные особенности роговицы и хрусталика отчасти способны компенсировать сферическую аберрацию. Более того, при сравнительно хорошем освещении зрачок сужается, ограничивая поступление света на периферическую часть хрусталика.

Второй формой аберрации хрусталика является **хроматическая аберрация,** схематически представленная на рис. 3.21, *б*. Причиной хроматической аберрации является то, что, будучи однородным по своему составу телом, хрусталик более сильно преломляет коротковолновый (так называемый «голубой») свет, нежели длинноволновый («красный»). Например, свет, длина волны которого соответствует фиолетовой или голубой части спектра, фокусируется ближе к хрусталику, чем свет, длина волны которого соответствует красному цвету. Однако подобное явление редко создает проблемы, поскольку большая часть коротковолновых лучей

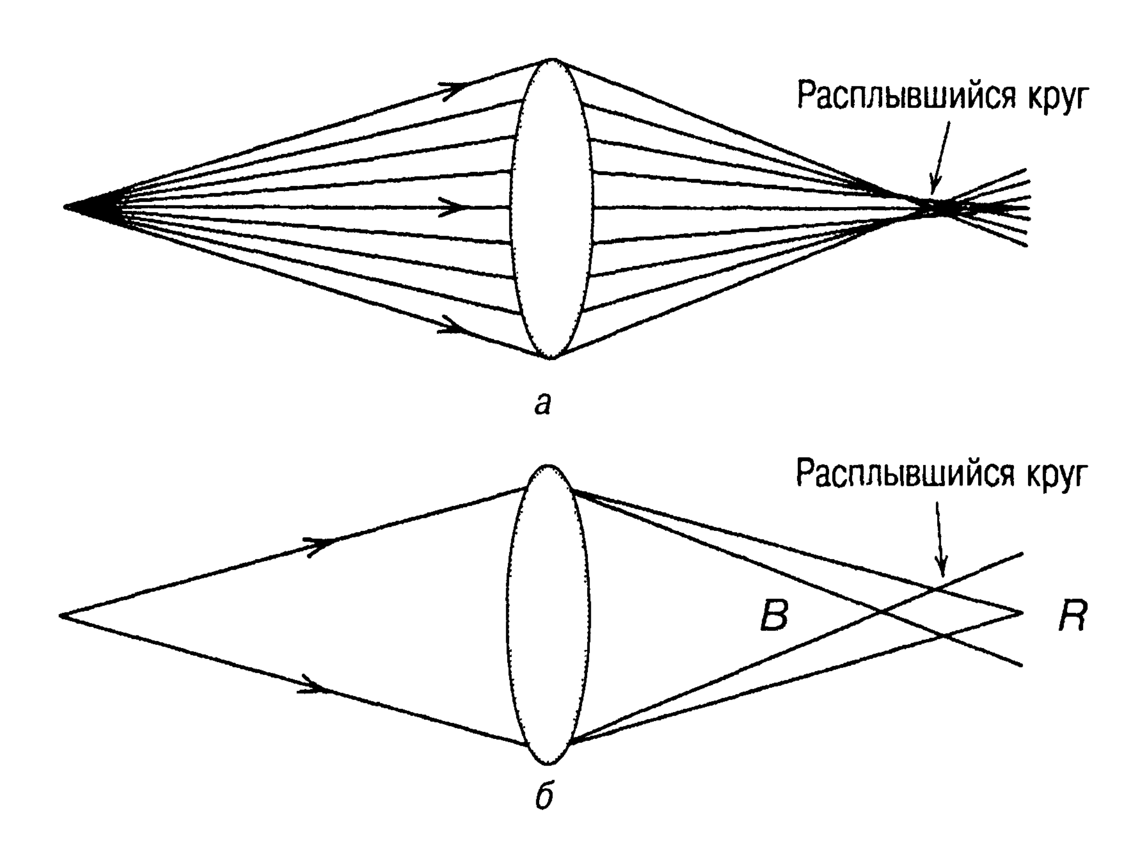


Рис. 3.21. *а* – схематическое изображение сферической аберрации. Световые лучи, проходящие через периферические участки хрусталика, имеют более короткое фокусное расстояние, чем лучи, проходящие через его центр. Вследствие этого лучи не встречаются в одной точке, а рассеиваются по некоему участку поверхности сетчатки. Образующееся при этом изображение точки представляет собой нечеткий круг. *б* – схематическое изображение хроматической аберрации. Когда хрусталик, являющийся однородным телом, преломляет свет, образованный волнами разной длины, коротковолновый свет преломляется сильнее длинноволнового. Так, голубой (*В*), принадлежащий к более коротковолновой части спектра, чем красный (*R*), имеет и более короткое фокусное расстояние, в результате чего изображением белой точки становится цветной нечеткий круг

(которые соответствуют голубому цвету и хроматическая аномалия которых выражена наиболее сильно) поглощаются желтым пигментом *macula lutea*, расположенным вокруг центральной ямки и играющим роль фильтра (Riggs, 1965, р. 331).

Астигматизм

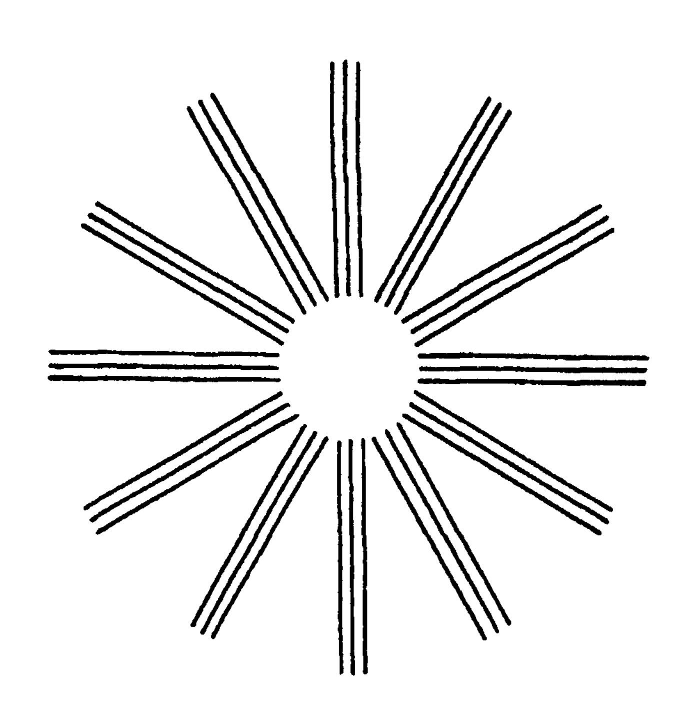


Рис. 3.22. Последствия астигматизма

Человеку, страдающему астигматизмом, некоторые группы линий представляются более размытыми, чем другие

В идеале преломляющие поверхности роговицы и хрусталика должны иметь безупречно сферическую форму и одинаковую кривизну по вертикали и горизонтали (т. е. быть симметричными). Если поверхность роговицы несимметрична и отличается от сферической, возникает аномалия рефракции, называемая **астигматизмом.** На рис. 3.22 и 3.23 графически представлены зрительные последствия астигматизма.

В той или иной степени астигматизм свойствен всем глазам, ибо, как правило, форма роговицы отличается от идеально сферической. Астигматическая поверхность роговицы вызывает большее или меньшее искривление пространственных координат — вертикали и горизонтали. В большинстве случаев астигматизм

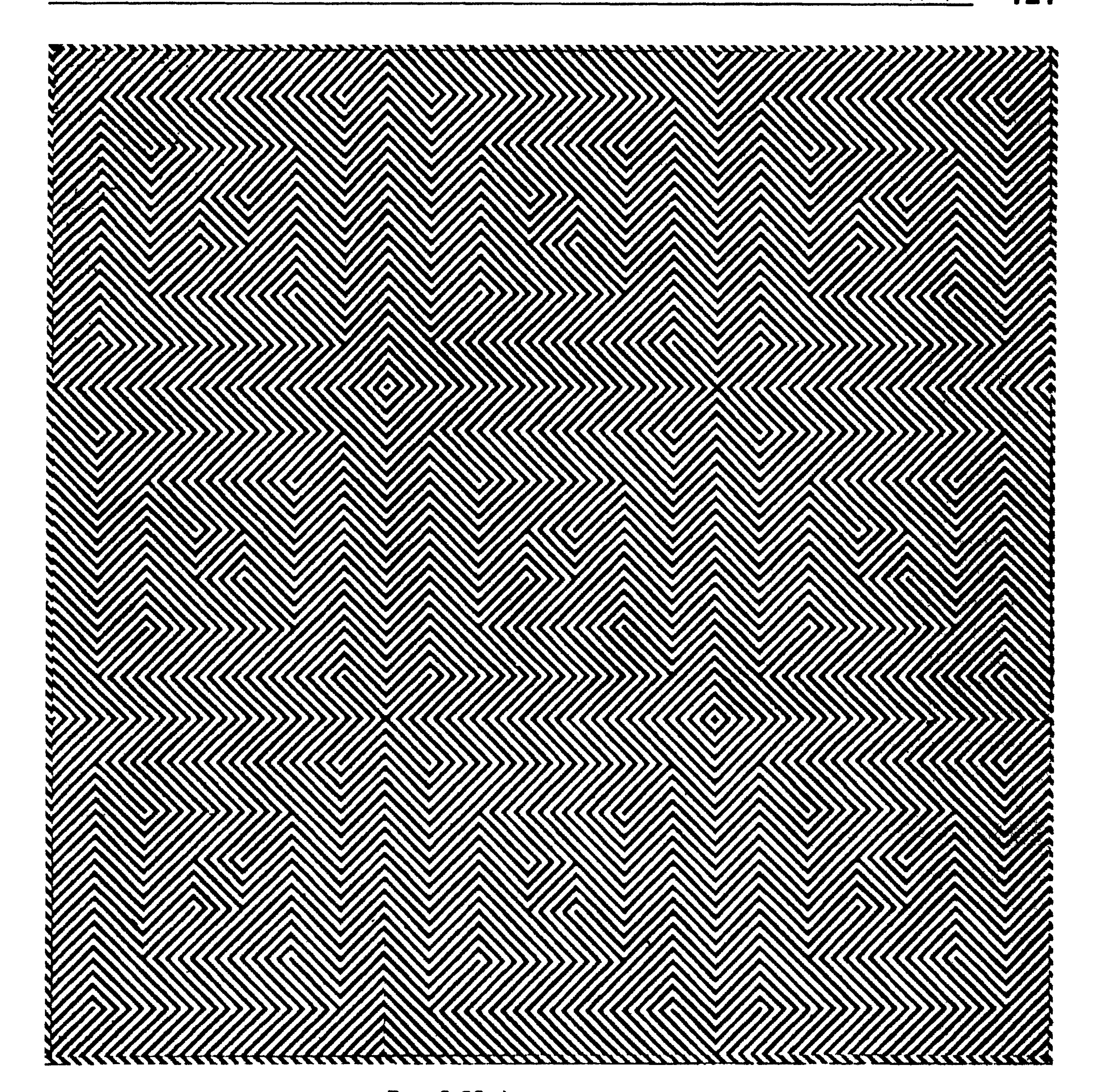


Рис. 3.23. Астигматизм и «оп-арт»

Рассматривая репродукцию этой картины, человек испытывает ряд необычных перцептивных впечатлений. Наиболее сильное из них – определенное расположение пульсирующих квадратов. Четкость восприятия разных групп наклонных линий изменяется. То, что мы видим, – результат общеизвестных проявлений астигматизма, усиливающийся в том случае, когда преобладающими элементами фигуры становятся не наклонные, а горизонтальные и вертикальные линии. В этом легко убедиться, повернув рисунок на 45°. (*Источник*: Реджинальд Нил. Три в квадрате. Музей штата Нью-Джерси, г. Трентон)

связан с тем, что кривизна роговицы по горизонтали меньше кривизны по вертикали, следствием чего и является размывание и искажение элементов изображения, зависящее от их расположения в пространстве. Например, вертикальные линии могут восприниматься четко, а горизонтальные могут казаться размытыми. Астигматизм корригируется линзами, компенсирующими разную степень искривления роговицы.

Мобильность зрачка

Изменение диаметра зрачка, регулируемое мышцами радужки, исполняет несколько рефлекторных функций. Как уже отмечалось выше, радужка поддерживает на оптимальном уровне интенсивность света, попадающего в глаз. Слишком слабого освещения не хватит для возбуждения фоторецепторов сетчатки, а слишком сильное освещение либо приведет к тому, что они перестанут справляться со своими функциями, либо — и это не исключено — повредит их. При слабом освещении зрачки *расширяются,* при сильном — *сужаются.*

Суженный зрачок, кроме того, уменьшает последствия сферической аберрации. Выше, в разделе, посвященном сферической аберрации, уже было сказано о том, что световые лучи, проходящие через центр хрусталика и через его периферические участки, фокусируются в разных точках. При интенсивном освещении сужение зрачка препятствует проникновению в глаз периферийных лучей, направляя световой поток преимущественно через центр хрусталика и обеспечивая тем самым наилучшие условия для получения сфокусированного изображения. Разумеется, при этом повышается и острота зрения.

Сужение зрачка повышает остроту зрения и за счет того, что предотвращает попадание в глаз и на сетчатку избыточного количества света. Именно это происходит, когда яркая вспышка заставляет нас зажмуриваться: мы рефлекторно защищаем от нее глаза. Аналогичный результат может быть достигнут, если рассматривать ярко освещенную поверхность через длинную трубу: изображение, получаемое при этом, по своей четкости превосходит изображение, которое дает невооруженный глаз. При плохом освещении предотвратить попадание в глаз периферийных лучей невозможно, и требуется максимальное расширение зрачка. Следовательно, острота, или разрешающая способность зрения, максимальна в тех условиях, когда освещенность поддерживается на приемлемом уровне и когда зрачок не слишком сужен и не слишком расширен.

Пупиллометрия

Величина зрачка изменяется не только тогда, когда изменяется интенсивность освещения. В 1896 г. Хейнрих (Heinrich) (см. Bakan, 1967) и в более позднее время, в 1965 г., Хесс (Hess, 1965) обратили внимание на то, что на величину зрачка влияют и эмоциональное состояния человека, и некоторые виды ментальной активности и что в общем виде она может быть критерием оценки степени возбуждения. Изучение психологических факторов, влияющих на величину зрачка, называется **пупиллометрией** (Hess, 1975a; Janisse, 1977). Хесс доказал, что когда человек смотрит на что-либо, величина его зрачков может служить индикатором интереса, вызываемого у него расматриваемым предметом (Hess, 1965; Hess & Polt, 1960, 1966). Например, у мужчин, рассматривающих фотографии хорошеньких девушек, зрачки заметно расширены, а у рассматривающих фотографии мужчин — слегка сужены. У женщин же реакция обратная — фотографии женщин вызывают у них сужение зрачков, а фотографии мужчин — расширение (Hess & Polt, 196j; Metalis & Hess, 1982). Связь между эмоциональными факторами и реакцией зрачка наблюдалась также и для таких разных стимулов, как пища (Hess & Polt, 1966), полити-

ческие деятели (Barlow, 1969) и фотографии людей, страдающих редкими болезнями кожи (Metals & Hess, 1982).

Умственная активность также вызывает изменение величины зрачка. В одном исследовании (Hess & Polt, 1964) испытуемым было предложено устно решить несколько примеров на умножение, отличавшихся по своей сложности. Как правило, зрачки всех испытуемых, начиная с того момента, когда был сформулирован вопрос, постепенно расширялись, достигая максимальной величины сразу же после устного ответа. Более того — чем труднее был пример, тем заметнее расширялись зрачки. С этими данными согласуются и результаты другого исследования, из которых следует, что существует положительная корреляция между расширением зрачка и грамматической сложностью предложений, представленных в вербальной форме (Schluroff, 1982). (Аналогичные данные приведены также в работах Ahern & Beatty, 1979; Beatty & Wagoner, 1978.) Хотя результаты изучения пупиллометрии в известной степени противоречивы, они все же позволяют предположить, что умственные усилия сказываются на величине зрачка.

Чтобы завершить рассмотрение этого вопроса, следует упомянуть и о предположении Хесса (Hess, 1975a, b), что величина зрачков играет определенную роль в некоторых формах невербального общения. Так, в межличностном общении расширенные зрачки обычно ассоциируются с такими его позитивными особенностями, как дружелюбие и симпатия.

Моргание

При нормальных визуальных условиях глаз моргает через каждые несколько секунд, примерно 15 раз в минуту. В момент моргания (продолжительность моргания — от 100 до 400 мс) поступление в глаз всей визуальной информации практически прекращается, однако вопреки этому перерыву в поступлении светового сигнала восприятие остается относительно неизменным. Как правило, эффект моргания практически не замечается. Это тем более удивительно, что известно: если свет в помещении гаснет даже на более короткое время, чем длится моргание, мы перестаем воспринимать визуальную обстановку.

Почему перцептивный эффект моргания столь мал по сравнению с фактическими изменениями в сетчатке, которые он вызывает? Одно из объяснений основано на том, что нейронный механизм в мозгу генерирует отменяющий, или тормозной, сигнал, который сопровождает моргание. Этот ингибирующий сигнал, выступая в качестве визуального «сдерживателя», уменьшает чувствительность к визуальному стимулу во время моргания (Riggs, Volkmann & Moore, 1981). Следовательно, нейронный механизм торможения, сопровождающий моргание, уменьшает его последствия и способствует стабильности и непрерывности зрения.

Несмотря на то что мы едва ли замечаем влияние нашего собственного моргания, иногда мы обращаем внимание на то, как моргают другие люди, особенно в определенных ситуациях. Люди склонны чаще моргать, когда они испуганы, возбуждены или испытывают нетерпение, а также в состоянии стресса или усталости. В отличие от этих ситуаций при выполнении работы, требующей зрительного напряжения, частота моргания уменьшается. Например, во время чтения число мор-

ганий в минуту, обычно равное 15, составляет менее 5. Однако уменьшение частоты моргания — не случайный процесс. По мнению Стерна и Строка (Stern & Strock, 1987), моргание имеет место тогда, когда потребность в визуальной информации минимальна. Так, читающий человек, скорее всего, моргнет при переходе с одной строки текста на другую, или перелистывая страницу, или же в конце предложения или параграфа, т. е. тогда, когда моргание, скорее всего, не отвлечет его внимания и не нарушит восприятия информации. Как правило, во время чтения человек моргает тогда, когда вероятность получения новых сведений минимальна; когда же присутствуют стимулы, требующие внимания и обработки информации, можно говорить о некоем торможении или сдерживании моргания (Fogarty & Stern, 1989; Orchard & Stern, 1991).

Глаз и мозг

До сих пор наше внимание было сосредоточено на анатомии глаза и его оптических функциях, а также на процессах, лежащих в основе поглощения и фокусирования света и обеспечивающих получение детального пространственного изображения. Однако глаза — не просто оптические приборы. Начиная с сетчатки они также и базовые *нейронные* органы сложной сети нейронных структур, делающих возможным зрение.

В этом разделе будет представлена общая характеристика зрительного тракта, связывающего сетчатку и зрительную кору головного мозга. Затем мы опишем некоторые сложные нейронные процессы, происходящие в разных отделах зрительной системы, включая ганглиозные клетки сетчатки, основные центры зрительной системы и, наконец, зрительную кору мозга.

Зрительный тракт

Схема зрительной системы человека, отражающая связь полей зрения глаз с мозгом, представлена на рис. 3.24.

Зрительные нервы, выходя из глаза, сходятся в одной точке на X — образном участке, называемом **зрительным перекрестом, или хиазмой** (это название произошло от названия греческой буквы χ — «хи»). В этой точке волокна зрительного нерва из внутренних, или *носовых* (*назальных*), половин сетчатки каждого глаза перекрещиваются, в отличие от волокон из внешних, или *височных,* половин, которые остаются на своей стороне. Центр центральной ямки является для сетчатки каждого глаза разделительной точкой между теми волокнами, которые уходят на противоположную сторону (перекрещиваются), и теми, которые остаются на своей стороне. Иными словами, зрительный перекрест — это такая точка, в которой на пути к мозгу на противоположную сторону переходят только внутренние зрительные волокна каждого глаза.

Теперь рассмотрим связь полей зрения с сетчаткой и затылочной долей мозга. Как показано на рис. 3.24, свет из правого поля зрения стимулирует левую половину сетчатки каждого глаза (т. е. височную и носовую половины сетчатки левого и правого глаза соответственно), а свет из левого поля зрения стимулирует правую половину сетчатки каждого глаза (т. е. височную и носовую половины сетчатки

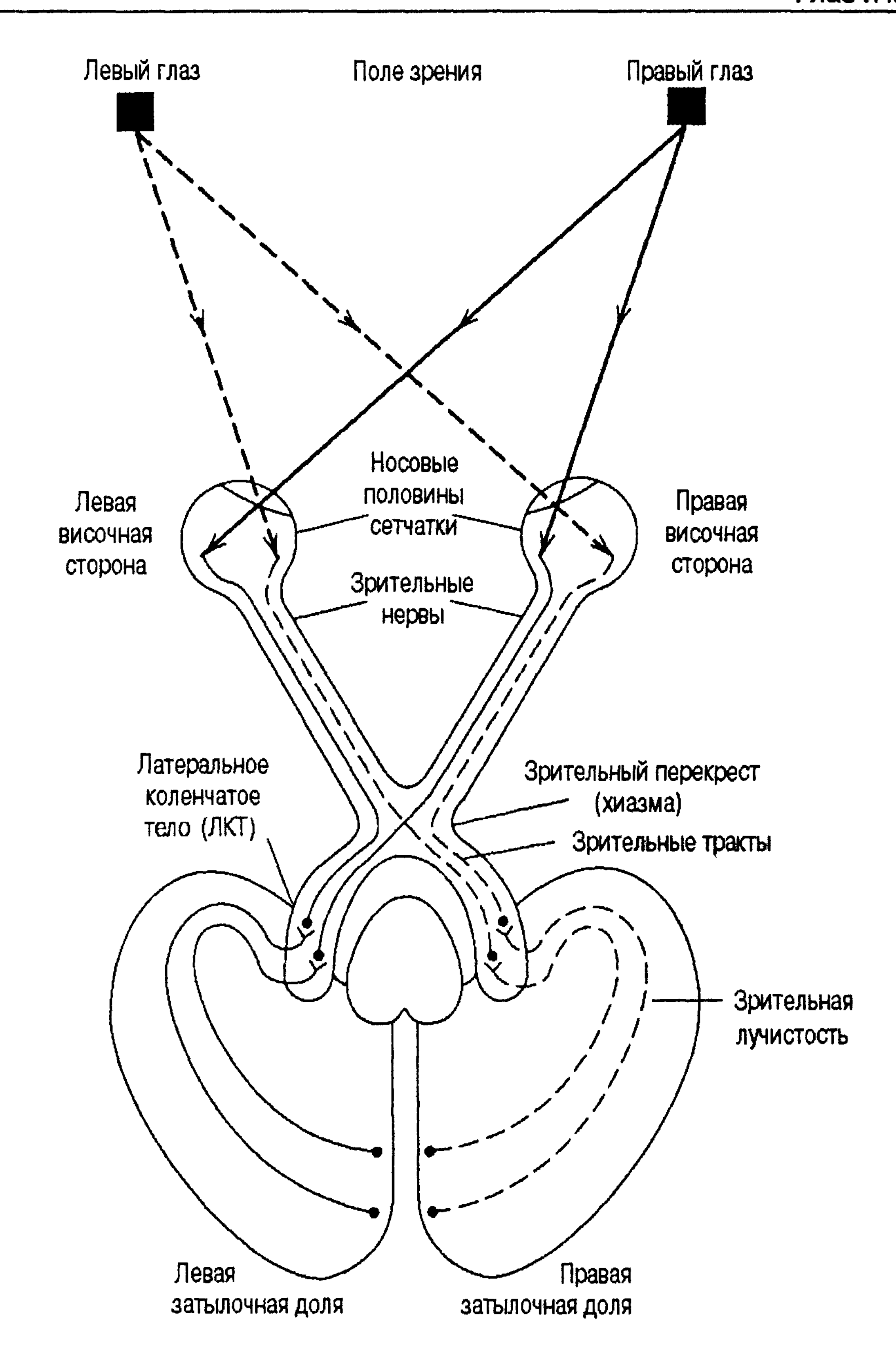


Рис. 3.24. Схема зрительной системы человека, показывающая проецирование поля зрения

Волокна, выходящие из внутренних, или носовых (назальных), половин сетчатки, в отличие от волокон, выходящих из внешних, или височных, перекрещиваются в зрительном перекресте (хиазме). Кроме того, правая половина поля зрения проецируется (сплошные линии) на левую половину каждой сетчатки (и на левую затылочную долю мозга). Левая половина поля зрения проецируется (пунктирные линии) на правую половину каждой сетчатки (и на правую затылочную долю мозга). Таким образом, каждая половина поля зрения проецируется на противоположную сторону каждого глаза и на противоположную затылочную долю мозга

правого и левого глаза соответственно). Продвигаясь дальше по схеме рис. 3.24, мы также видим, что каждый глаз посылает проекцию изображения как в левую, так и в правую затылочные доли. Таким образом, зрительные нервные волокна из левых половин обеих сетчаток оказываются связанными с левой затылочной долей. Аналогично и зрительные нервные волокна из правых половин каждой сетчатки связаны с правой затылочной долей. Функционально это означает, что информация,

исходящая от одинаковых сторон каждого глаза, поступает в то же полушарие головного мозга. Иными словами, связь поля зрения с мозгом такова, что правое поле зрения представлено в левом полушарии, а левое — в правом. Следовательно, на каждой затылочной доле представлено по половине поля зрения в целом.

Частичное перекрещивание зрительных волокон в хиазме — особенность млекопитающих. По данным Уоллса (Walls, 1963), у многих позвоночных (у рыб, земноводных и птиц) *все* зрительные волокна из каждого глаза перекрещиваются в хиазме, образуя *зрительные тракты*, связывающие глаз только с противоположным полушарием, а это значит, что каждый глаз связан только с противоположной половиной мозга. Количество неперекрещивающихся волокон у млекопитающих связано со степенью фронтальности глаз: так, по сравнению с кошкой кролик имеет лишь относительно небольшое количество неперекрещивающихся волокон. В соответствии с данными Уоллса (Walls, 1963), лошадь имеет от 12 до 60 % неперекрещивающихся волокон, крысы и опоссумы — 20 %, собаки — 25 %, кошки — около 33 %, а максимальное количество неперекрещивающихся волокон — около 50 % — имеют высшие приматы, включая человека.

Верхние бугорки четверохолмия. После перекрещивания в хиазме большинство аксонов ганглиозных клеток распределяется между двумя центрами, расположенными в мозгу (рис. 3.25).

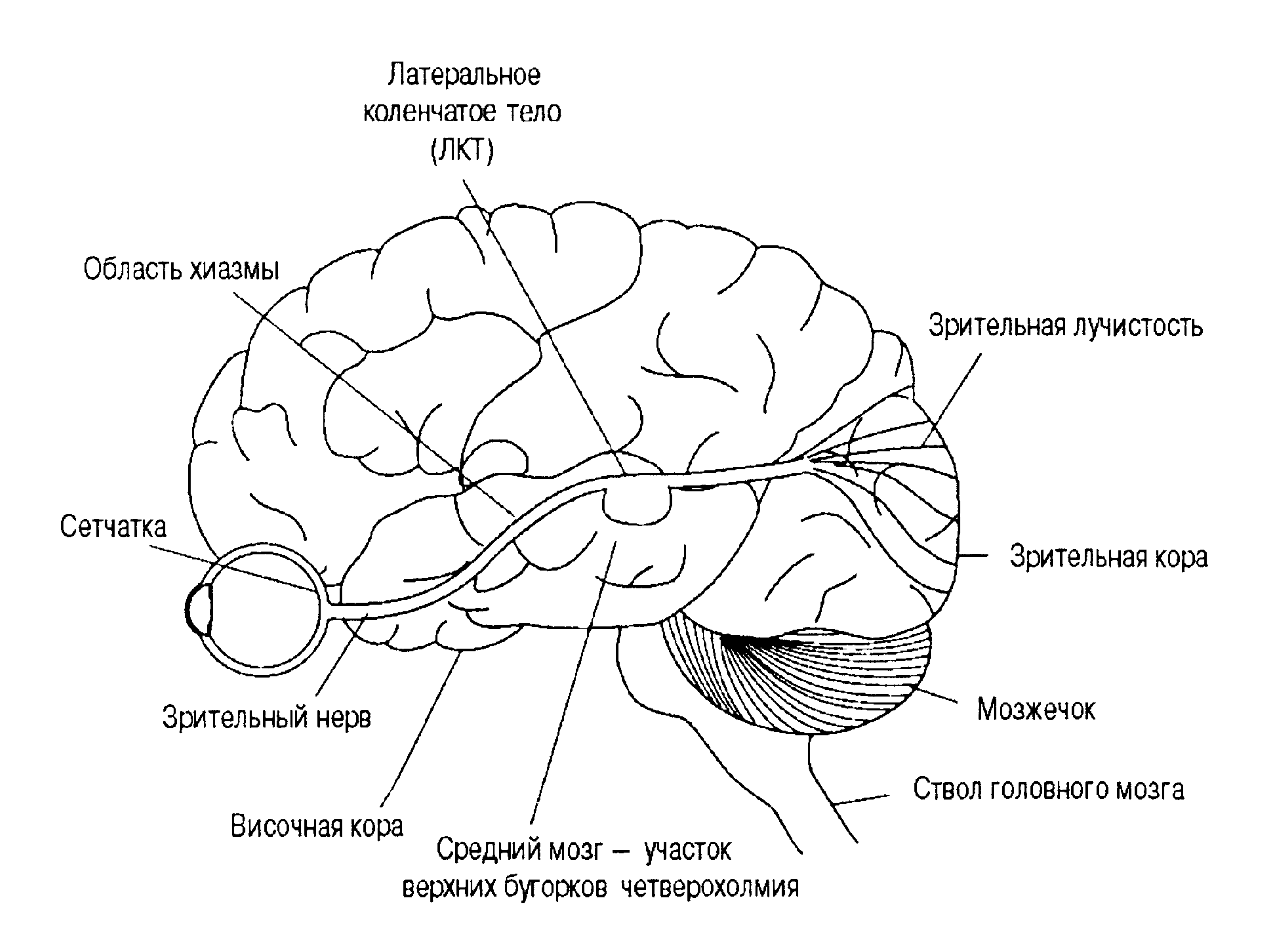


Рис. 3.25. Взаимное расположение основных элементов зрительной системы человека (вид сбоку)
Наибольшее значение для синаптических связей и обработки визуальной информации имеют. сетчатка, латеральное коленчатое тело (ЛКТ) и зрительная кора затылочной доли мозга. На схеме указано также местоположение верхних бугорков четверохолмия среднего мозга, височной доли коры головного мозга и некоторые коллатеральные структуры, в частности хиазма и ствол головного мозга. (*Примечание:* показана лишь половина визуальной системы. Кроме того, за исключением глазного яблока, все представленные на рисунке элементы зрительной системы на самом деле находятся в мозге)

Примерно одна пятая аксонов ганглиозных клеток ветвится и образует синапсы с нейронами в участке, расположенном в верхней части среднего мозга и называемом **верхними бугорками четверохолмия** (остальные образуют синапс в латеральном коленчатом теле (ЛКТ), о котором подробнее будет рассказано в следующем разделе). С эволюционной точки зрения верхние бугорки четверохолмия — древний центр обработки зрительной информации, и для многих низших видов позвоночных, таких, как рыбы, земноводные и птицы, они являются основным центром обработки всех входящих зрительных сигналов. Однако для большинства высших животных роль верхних бугорков четверохолмия в известном смысле специфична и связана с координацией некоторых движений глаз, рефлекторными ответными движениями, зрительными рефлексами и координацией движений, а также с определением местоположения предмета в пространстве (см.: Stein & Meredith, 1993).

Примерами рефлекторных действий, выполняемых с участием верхних бугорков четверохолмия, являются рефлекторные движения глаз и моргание как ответная реакция на объект, внезапно возникающий в поле зрения. Для многих видов животных этот рефлекс очень полезен. Когда клетки верхних бугорков четверохолмия стимулируются неожиданным движением объекта, ответной реакцией глаза становится такое его движение, при котором изображение объекта оказывается спроецированным на центральную ямку, что позволяет животному более отчетливо видеть его (Basso & Wurtz, 1998).

Кроме того, верхние бугорки четверохолмия получают сигналы от органов слуха (и от других органов чувств) и имеют клетки, приспособленные для интегрирования сигналов о местоположении и направлении движения визуальных и звуковых стимулов. Эти клетки отвечают исключительно на визуальные и звуковые раздражители, возникающие одновременно в одной и той же точке пространства. Иными словами, потенциал действия в этих пространственно связанных клетках возникает *только* тогда, когда совпадают источники визуальной и аудиальной стимуляции.

Очевидно, что верхние бугорки четверохолмия помогают как при обнаружении местоположения двигающегося объекта, так и при его преследовании. Однако они не способны к детальному анализу специфических пространственных признаков. Они скорее участвуют в обнаружении объекта, чем в его распознавании и идентификации (различие, существующее между этими двумя понятиями, будет более подробно описано в главе 4). Операции, связанные с распознаванием и идентификацией, выполняются несколькими различными участками зрительной коры головного мозга (включая первичную зрительную кору и участок, называемый *экстрастриарной, или вторичной, зрительной корой,* о котором подробнее будет сказано в следующем разделе и с которым связаны нервные волокна из верхних бугорков четверохолмия).

Латеральное коленчатое тело. После перекрещивания в хиазме большинство аксонов ганглиозных клеток из каждого глаза образуют синапсы с клетками **латерального коленчатого тела (ЛКТ)** — небольшого пучка нейронов, расположенного в **таламусе** (участке мозга, играющем по отношению к входящей сенсорной информации роль главного коммутационного устройства). ЛКТ является основным сенсорным центром для зрения. (Обратите внимание на то, что на рис. 3.24

изображены два ЛКТ, находящиеся в разных полушариях мозга). ЛКТ напоминают слегка искривленную структуру (его название произошло от латинского слова *geniculate,* что значит «коленообразный»). Аксоны ганглиозных клеток сетчатки образуют с клетками ЛКТ синаптические связи, имеющие регулярный и систематичный характер: синапсы образуют соседние клетки сетчатки и ЛКТ, в результате чего создается точное повторение сетчатки в ЛКТ, или ее топографическая «карта». Похожая на карту своего рода проекция сетчатки называется **ретинотопической картой** (в переводе с греческого *topos* означает «место»); в мозге таких карт немало.

Зрительная кора. Как следует из рис. 3.24 и 3.25, аксоны выходят из ЛКТ в виде веерообразной группы волокон, называемых *зрительной лучистостью.* Эти волокна образуют синапсы с определенным кластером нейронов затылочной доли коры головного мозга. Этому отделу зрительной системы присваивались разные названия. Благодаря отчетливо видной при анатомировании белой полосе этот участок нередко называют *стриарной корой.* Альтернативное название — *первичная зрительная кора* — связано с тем, что на этом участке заканчиваются волокна, выходящие из ЛКТ. (В главе 1, рис. 1.10, она названа первичной кортикальной проекционной зоной зрения.) И наконец, в соответствии с разнообразными системами присвоения названий, принятыми в анатомии мозга, его также называют *зрительным полем I* (обычно обозначаемым как слой VI) или полем Бродмана 17.

Экстрастриарная кора: функциональная специализация. Нейронные процессы, происходящие в первичной зрительной (стриарной) коре, — это в известной мере базовые, принципиальные процессы, т. е. первичная зрительная кора прежде всего предназначена для первичной регистрации таких локальных отличительных черт раздражителя, как его края и ориентация (хотя не исключено, что за счет обратной связи с другими зрительными слоями она способна и к кодированию иных, более сложных визуальных параметров; см. Lee et al., 1998). Из слоя VI нейронные сигналы поступают в другие слои коры, отличающиеся от слоя VI как анатомически, так и функционально. Все вместе эти слои образуют *экстрастриарную кору* (или вторичную кору, которую также иногда называют зрительной ассоциативной корой или полем Бродмана 18). Каждый из кортикальных слоев, участвующих в образовании экстрастриарной коры, обрабатывает такую специфическую информацию об особенностях нейронных сигналов, посылаемых слоем VI, как информация о форме, цвете и движении.

Различные слои экстрастриарной коры имеют свои номера, отражающие их расположение относительно первичной зрительной коры (слоя VI). Так, ближайший к слою VI слой называется слоем V2, затем следуют слои V3, V4 и V5 (последний также называется слоем *MT* (по начальным буквам латинских слов *medialis* и *temporalis* — «средний» и «височный». — *Примеч. пер.*), что отражает его расположение на стыке теменной и височной долей коры головного мозга. В соответствии с другой номенклатурой этот участок также называется полем Бродмана 19). (Кстати, такие названия слоев, как V1, V2 и т. д., изначально возникли в связи с ошибочным предположением, суть которого заключалась в том, что в обработке визуальной информации последовательно участвуют разные слои коры головного мозга.)

Что касается функций, то слои V2 и V3 обрабатывают информацию о форме и положении в пространстве, слой V4, судя по всему, «специализируется» на восприятии информации о цвете, а слой V5 — на анализе визуальной информации о движении. Нейронные сигналы, берущие свое начало в слое VI, поступают не только в перечисленные выше кортикальные слои, но в слой височной доли коры — слой *IT* (по начальным буквам латинских слов *inferior* и *temporalis* «нижний» и «височный». — *Примеч. пер.*) — в *нижнюю височную кору* , расположенную на вентральной части височной доли и называемую также полями Бродмана 20 и 21), и в участок теменной доли коры (поле Бродмана 7). Полагают, что в слое *IT* интегрируются результаты обработки информации о форме и цвете и что он также принимает участие в относительно сложных аспектах пространственного восприятия. Как будет показано ниже, нейрофизиологические свидетельства функциональной специализации экстрастриарных кортикальных слоев получены на основании изучения индивидуумов, перенесших травмы тех или иных участков коры головного мозга. Например, человек с поврежднным слоем V4 экстрастриарной коры может полностью утратить цветовое зрение (Pearlman et al., 1979; Sacks, 1995), а человек с поврежденным слоем *MT* (слоем V5) экстрастриарной коры может потерять возможность воспринимать непрерывное движение (Zihl et al., 1983).

Мы весьма упрощенно описали нейронные связи и коммуникации между первичной и экстрастриарной кортикальными зонами (Stein & Meredith, 1993). В качестве примера чрезвычайной сложности этих нейронных связей рассмотрим некоторые нейронные связи слоя *MT* (слоя V5) с другими участками коры головного мозга. Слой *MT* не только принимает непосредственную информацию от стриарной коры и от нескольких участков экстрастриарной коры, но он также получает непосредственную информацию от верхних бугорков четверохолмия и от таламуса.

Детальное обсуждение нейронных связей между кортикальными слоями не входит в нашу задачу, однако следует помнить, что функциональные последствия этих связей весьма значительны. Действительно, различные участки первичной зрительной коры, экстрастриарная кора, включая участки височной и теменной долей, взаимодействуют между собой, образуя каналы или потоки, формирующие сложные аспекты нашего визуального опыта. Существуют два относительно независимых друг от друга и параллельных пути, по которым сигналы из слоя VI поступают в отдельные участки экстрастриарной коры, а также височной и теменной долей (Mishkin et al., 1983). Канал, или путь, названный *дорсальным путем* (иногда его также называют теменным путем), имеющий важное значение для *пространственной локализации*, связывает первичную зрительную кору (слой VI) — с помощью промежуточных связей со слоями V2, V3 и V5 (MT) — с теменной долей. Второй путь, названный *вентральным путем* (иногда его также называют височным путем), играет важную роль в *идентификации* объекта, пролегает между слоем VI — через слои V2 и V4 — и слоем *IT*. (Мы вернемся к этому вопросу в следующей главе.)

Подводя итог, можно сказать, что визуальное стимулирование, возникающее вовне и спроецированное на сетчатку, последовательно обрабатывается на трех разных уровнях зрительной системы и передается с одного на другой. Аксоны боль-

шей части *ганглиозных клеток* сетчатки образуют синапсы с ЛКТ таламуса, аксоны которого, в свою очередь, достигают *первичной зрительной коры* затылочной доли. (Вспомните, что небольшое количество ганглиозных клеток проецируется также и на верхний бугорок четверохолмия.) Первичная зрительная кора, в свою очередь, направляет нейронные сигналы в экстрастриарную кору, включая определенные участки височной (*MT*, *IT*) и теменной долей коры. В следующем разделе мы расскажем о том, как именно клетки всех этих уровней реагируют на внешнее стимулирование, спроецированное на сетчатку.

Рецептивные поля

Между фоторецепторами сетчатки и кортикальными клетками зрительной области мозга существует множество сложных взаимосвязей. Связь между сетчаткой и различными участками зрительной системы может быть изучена непосредственно с помощью регистрации электрических сигналов — реакции единичных нервных клеток на устойчивое сочетание визуальных раздражителей. В различные части зрительной системы подопытного животного хирургическим путем вживляется *микроэлектрод* — тончайшая заостренная металлическая пластинка или проволока. Теоретически — в единичную ганглиозную клетку, или клетку ЛКТ или в зрительную зону коры. Затем на сетчатку животного поочередно проецируются различные стимулы, отличающиеся друг от друга по таким параметрам, как величина, движение, интенсивность, ориентация, алгоритм, цвет, и это делается до тех пор, пока один из них не вызовет такого изменения электрической активности изучаемой клетки, которое поддается измерению (т. е. до тех пор, пока не возникнет потенциал действия, или спайк, рис. 3.26).

Результатом подобных экспериментов является выявление участка поля зрения или сетчатки, называемого **рецептивным полем** и «ответственного» за восприятие

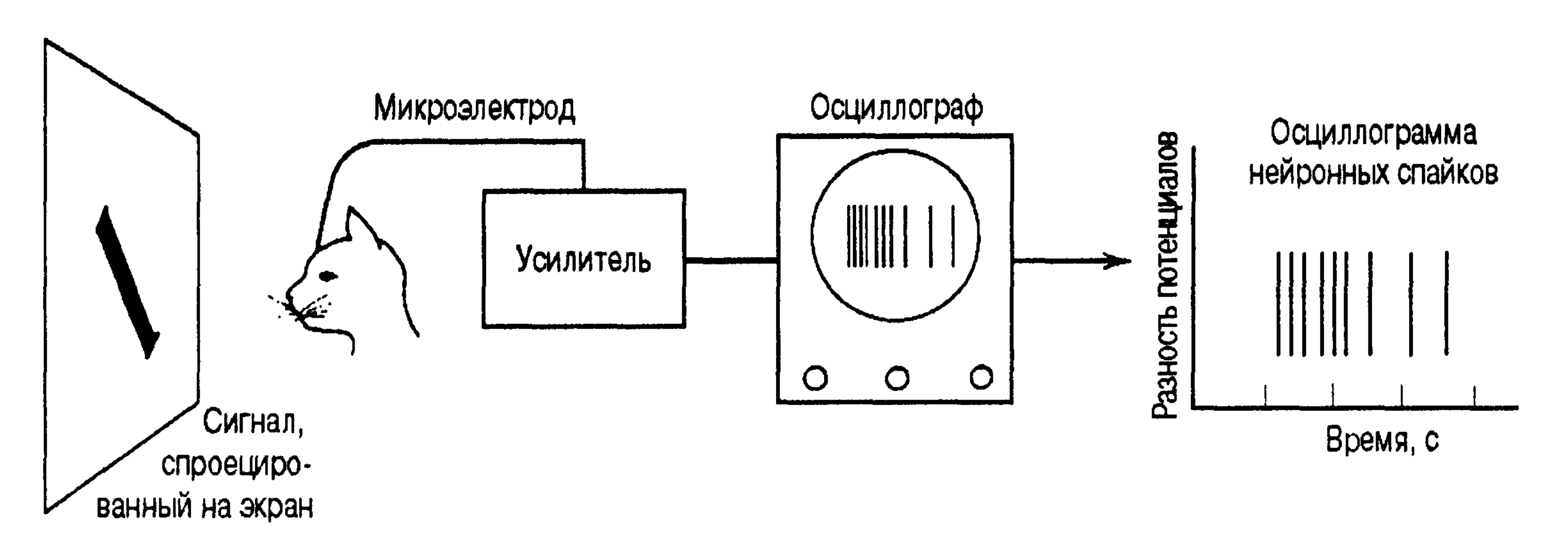


Рис. 3.26. Оборудование для экспериментального обнаружения и изучения рецептивных полей

Электрод введен в клетку определенного участка зрительной системы подопытного животного. Перед животным установлен экран, на который проецируются различные визуальные стимулы. Глаза животного искусственно зафиксированы, и определенное положение сигнала на экране соответствует определенному положению проекции на сетчатке животного. Всплеск активности единичной клетки в ответ на воздействие раздражителя, регистрируемый осциллографом, позволяет сделать вывод о том, к какому именно рецептивному полю принадлежит исследуемая клетка

конкретных отличительных признаков сигнала. Предъявление стимула достаточной интенсивности и определенного качества изменяет активность сенсорной клетки. Следовательно, рецептивным полем для данной рецепторной клетки является такой участок поля зрения или соответствующий ему участок сетчатки, который при условии достаточного эффективного стимулирования возбуждает или тормозит механизм возникновения потенциалов действия. Используя описанную выше технику, можно создать карты рецептивных полей разных отделов зрительной системы. Она выявляет специфические виды внешних раздражителей, возбуждающие клетки в конкретных обрабатывающих информацию отделах зрительной системы. К рассмотрению рецептивных полей этих отделов мы и переходим.

Структура рецептивных полей ганглиозных клеток

Как правило, ганглиозные клетки и без световой стимуляции достаточно активны и выдают 20–30 спайков в секунду. В одном из первых исследований рецептивных полей микроэлектрод вводился в ганглиозную клетку сетчатки глаза кошки, как показано на рис. 3.26 (Kuffler, 1953). Когда на разные участки сетчатки проецировалось слабое световое пятно, готовность ганглиозной клетки к созданию потенциалов действия, изначально весьма высокая, начинала изменяться, и максимального значения скорость разрядки клетки достигала тогда, когда маленькое световое пятно попадало на почти круглый участок сетчатки площадью примерно 1–2 мм^2, т. е. на рецептивное поле клетки. Так было доказано, что рецептивное поле ганглиозной клетки мало и по форме близко к кругу.

Как следует из рис. 3.27, свет по-разному изменяет скорость разрядки ганглиозной клетки в зависимости от того, какая часть рецептивного поля стимулируется. Рецептивное поле ганглиозных клеток одного типа представляет собой маленькую «зону ВКЛЮЧЕНИЯ» (*on*-центр), и активность таких клеток возрастает при «включении» света. Стимулирование светом «зоны ВЫКЛЮЧЕНИЯ» (*off*-центра), кольцом охватывающей «зону ВКЛЮЧЕНИЯ», ингибирует нейронную активность ганглиозной клетки, и при удалении раздражителя она проявляет повышенную активность. Таким образом, эти ганглиозные клетки имеют противоположные, или антагонистические, концентрически расположенные рецептивные поля, называемые **рецептивными полями «центр—периферия»**: у клеток одного типа роль *on*-центра исполняет круг, расположенный в центре, а роль *off*-центра — охватывающее его кольцо, а у клеток другого типа — наоборот.

Рецептивное поле ганглиозных клеток другого типа организовано по тому же самому принципу антагонистических концентрических окружностей, но функции последних диаметрально противоположны — центр играет роль «зоны ВЫКЛЮЧЕНИЯ», а периферия является «зоной ВКЛЮЧЕНИЯ». Если стимулируется периферия, скорость возникновения потенциалов действия увеличивается, если стимулируется центр — подавляется. Однако стоит только перестать освещать «зону ВЫКЛЮЧЕНИЯ», как начинается активное возникновение спайков.

Освещение только одной «зоны ВКЛЮЧЕНИЯ» вызывает бурную ответную реакцию. И чем активнее стимуляция, тем заметнее ответная реакция. Однако «зоны ВКЛЮЧЕНИЯ» и «зоны ВЫКЛЮЧЕНИЯ» — антагонисты, и если одно свето-

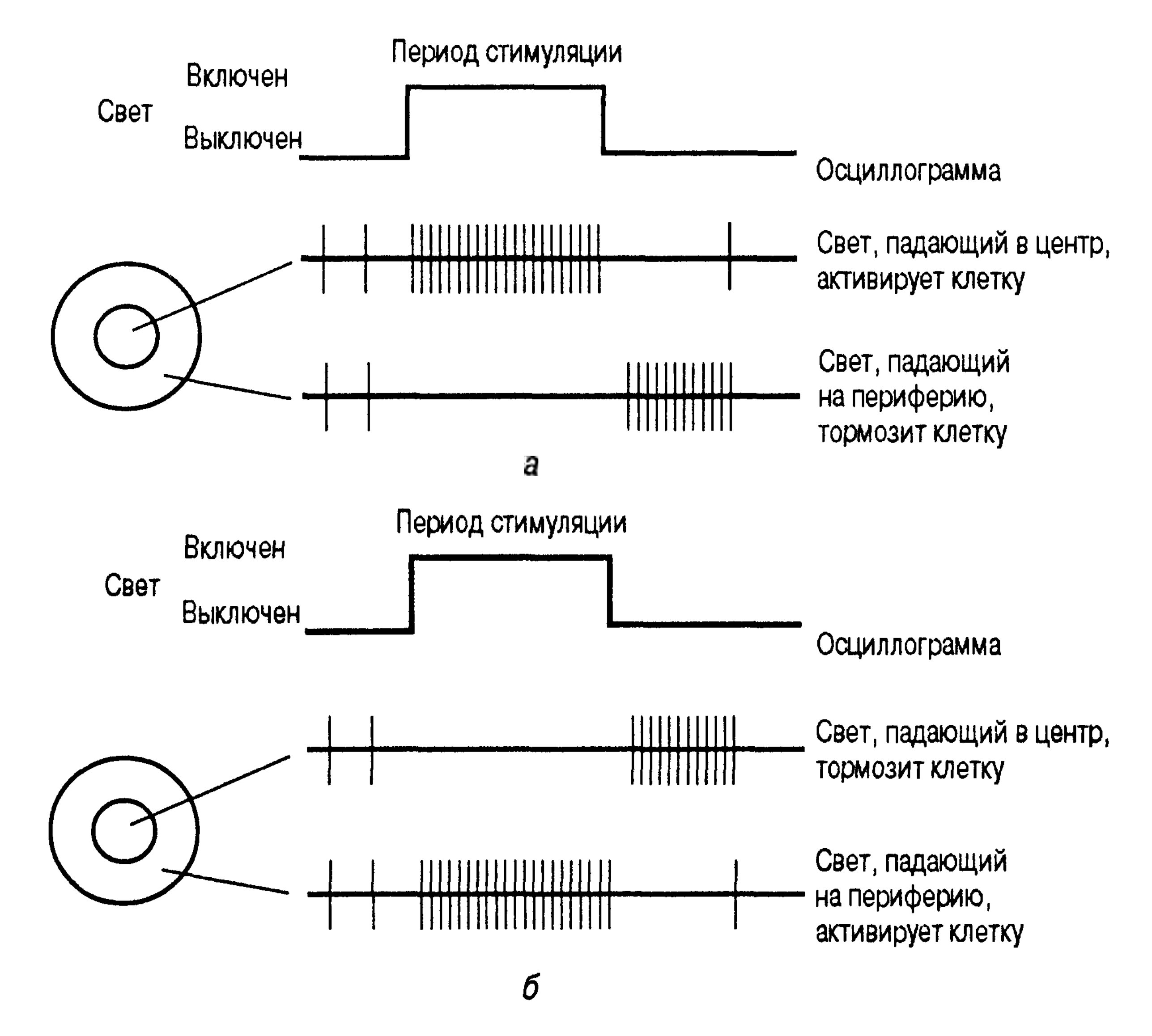


Рис. 3.27. *а* – осциллограмма свидетельствует об интенсивном возникновении потенциалов действия в «зоне ВКЛЮЧЕНИЯ» ганглиозной клетки при попадании круглого светового пятна в ее центр. Если пятно попадает на концентрически расположенную по отношению к ней «зону ВЫКЛЮЧЕНИЯ», возникновение потенциалов действия тормозится до тех пор, пока не будет убран источник света. Следовательно, рецептивное поле ганглиозной клетки организовано по принципу центр–периферия. *б* – осциллограмма ганглиозной клетки, рецептивное поле которой организовано по обратному принципу, т. е. в центре находится «зона ВЫКЛЮЧЕНИЯ», а вокруг нее – «зона ВКЛЮЧЕНИЯ». Если свет попадает в центр такого поля, возникновение потенциалов действия подавляется, но если раздражитель убрать, начинается активная разрядка

вое пятно попадает на «зону ВКЛЮЧЕНИЯ», а второе — на примыкающую к ней «зону ВЫКЛЮЧЕНИЯ», то возникают противоположные эффекты. Эти противоположные эффекты имеют тенденцию к взаимной нейтрализации, вследствие чего результирующие активация или ингибирование весьма незначительны. Так, воздействуя на сетчатку однородным или дискретным стимулом, т. е. стимулируя всю сетчатку и таким образом раздражая одновременно все ее рецепторы, мы не стимулируем единичную ганглиозную клетку в той мере, в какой ее стимулирует маленькое световое пятно, точно покрывающее ее способное к возбуждению рецептивное поле. Следовательно, ганглиозные клетки сетчатки с рецептивными полями, организованными по концентрическому принципу, не очень чувствительны к изменениям освещенности, если эти изменения касаются *и* центра рецептивного поля, *и* его периферии. Рецептивные поля, организованные по концентрическому принципу, скорее более эффективны в тех случаях, когда речь идет о восприятии участков с разной освещенностью, а не тогда, когда имеет место равномерная освещенность (Schiller, 1992).

Два типа ганглиозных клеток: *P*-клетки и *M*-клетки

Характерным для ганглиозных клеток являются не только описанные выше общие особенности их рецептивных полей, но и то, что они существуют в двух видах, известных как *P*-клетки и *M*-клетки. Эти виды отличаются друг от друга количеством, скоростью реакции на нейронные сигналы, величиной своих рецептивных полей и своим местоположением. Важно знать, чем клетки одного типа отличаются от клеток другого типа, ибо они обрабатывают информацию разного характера, поступающую извне, и передают ее в разные участки ЛКТ. Наиболее многочисленные ганглиозные клетки — ***P*-клетки** (название дано по первой букве латинского слова *parvus*, что значит «маленький») — малоактивны и при стимулировании реагируют медленно, с некоторым индукционным периодом. Они также имеют маленькие рецептивные поля, организованные по концентрическому принципу, и в соответствии с этим реагируют на определенные, мелкие детали стабильного стимула. В соответствии с обработкой информации от мелких деталей стимула, *P*-клетки соединяются нейронной связью с центральной ямкой (участком сетчатки, ответственным за остроту зрения); они также участвуют в обработке информации о цвете.

В отличие от *P*-клеток ***M*-клетки** (название дано по первой букве латинского слова *magnus*, что значит «большой») реагируют быстро и скоротечно: при возбуждении они демонстрируют короткий выброс активности и быстро «затухают». По сравнению с *P*-клетками *M*-клетки имеют большие рецептивные поля, организованные по концентрическому принципу, и вследствие этого их роль в различении мелких деталей сравнительно невелика. Этот вывод согласуется с наблюдением, суть которого заключается в том, что клетки с большими рецепторными полями слабо воспринимают незначительную, но вполне определенную разницу между стимулами. А это значит, что они менее эффективны при выполнении тонкой работы и заданий, требующих остроты зрения и выявления небольших отличий между предметами. Подобное наблюдение согласуется с данными о том, что *M*-клетки концентрируются на периферии сетчатки и не связаны с центральной ямкой. Быстро затухающий выброс активности, свойственный *M*-клеткам, позволяет предположить, что их основное назначение — реагировать на движение. Итак, складывается такое впечатление, что *P*-клетки «специализируются» на тонком анализе неподвижных объектов и связи их признаков между собой, а *M*-клетки — на детектировании движения. Обобщенные сравнительные данные о свойствах *P*- и *M*-клеток представлены в табл. 3.3. (Обратите внимание на то, что в литературе встречаются несколько вариантов названий клеток, которые мы называем *P*- и *M*-клетками. Альтернативные названия, иногда используемые для *P*- и *M*-клеток соответственно, — парво- и магно-клетки, *midget* ганглиозные клетки и *parasol* ганглиозные клетки, а в некоторых ранних публикациях — *X*- и *Y*- клетки.)

Как описанные выше свойства *P*- и *M*-ганглиозных клеток сказываются на их функциональных особенностях? Выше уже говорилось о том, что сетчатка — и прежде всего ганглиозные клетки — выполняет чрезвычайно сложную функцию, а не только трансформирует световую энергию и передает нейронные сигналы. Различные свойства и разные способы реагирования на внешнее раздражение, свойственные ганглиозным клеткам двух типов, скорее всего, свидетельствуют о том,

Таблица 3.3

Свойства *P*- и *M*-клеток

Свойство	*P*-клетки	*M*-клетки
Величина рецептивного поля	Маленькое	Большое
Ответная реакция	Медленная, затрудненная	Быстрая, мгновенная
Положение на сетчатке	Центральная ямка	Периферия сетчатки
Вероятное назначение	Острое зрение, необходимое для восприятия деталей	Движение

что на сетчатке происходит некая предварительная, но сложная обработка принятого ею сигнала. Более того, организация рецептивного поля ганглиозной клетки сетчатки повторяется также и в ЛКТ. Аксоны ганглиозных клеток сетчатки обоих типов образуют зрительный нерв и проецируются на ЛКТ.

Рецептивные поля ЛКТ

Большинство аксонов ганглиозных клеток сетчатки перекрещиваются в хиазме и передают свои сигналы по зрительным трактам клеткам ЛКТ в таламусе. Как уже отмечалось выше, расположение клеток в ЛКТ соответствует расположению ганглиозных клеток в сетчатке, и это соответствие называется топографическим, или *ретинотопическим*. Различия, существующие между *P*- и *M*-клетками, сохраняются и в ЛКТ. Так, рецептивные поля клеток ЛКТ очень похожи на рецептивные поля ганглиозных клеток сетчатки. Во-первых, клетки ЛКТ имеют центральные «зоны ВКЛЮЧЕНИЯ» и периферические «зоны ВЫКЛЮЧЕНИЯ» или наоборот. Кроме того, как и ганглиозные клетки сетчатки, они отличаются друг от друга и анатомически, и функционально, поскольку обрабатывают и передают информацию разного типа.

Эти функциональные и анатомические различия характерны для клеток ЛКТ, принадлежащих к двум разным отделам (Hubel & Livingstone, 1987; Livingstone & Hubel, 1987, 1988). К **парвоцеллюлярному** отделу относятся маленькие клетки, получающие сигналы от ретинальных ганглиозных *P*-клеток с небольшими рецептивными полями, а к **магноцеллюлярному** — большие клетки, которые получают сигналы от *M*-клеток с относительно большими рецептивными полями. (Названия клеток ЛКТ, как и названия ганглиозных клеток сетчатки, связаны с латинскими словами *magnus*, что значит «большой», и *parvus*, что значит «маленький».)

Парвоцеллюлярные клетки. Помимо способности реагировать на присутствие или отсутствие света, характерной для центра (или периферии) ее рецептивного поля, парвоцеллюлярная клетка чувствительна к изменению длины световой волны, т. е. клетки этого типа по-разному реагируют на лучи разных цветов или оттенков. Так, если центры рецептивных полей цветочувствительных клеток освещены светом определенного цвета (например, зеленого), от них можно ожидать ярко выраженной реакции, а действие противоположного цвета (в данном случае красного) их ингибирует.

Парвоцеллюлярные клетки получают сигнал от ганглиозных *P*-клеток сетчатки, а это значит, что их рецептивные поля значительно меньше, чем рецептивные

поля магноцеллюлярных клеток. Следовательно, они лучше приспособлены к выявлению небольших различий между визуальными характеристиками наблюдаемого объекта и к выполнению тонкого анализа пространственных деталей неизменного стимула, чем клетки магноцеллюлярного типа. Способность клеток парвоцеллюлярного типа как к восприятию мелких деталей, так и к восприятию цветов, подтверждается результатами изучения приматов, которые вследствие повреждения парвоцеллюлярного отдела утрачивали цветное зрение и возможность видеть мелкие детали (Merigan & Eskin, 1986). Как и ганглиозные *Р*-клетки, клетки парвоцеллюлярного типа склонны к замедленной, относительно продолжительной реакции.

Клетки парвоцеллюлярного отдела высоко развиты только у приматов, являющихся одной из очень немногих групп млекопитающих, которые имеют цветное и достаточно острое зрение. Основываясь на этом наблюдении, Ливингстон и Хьюбел (Livingstone & Hubel, 1988) высказали предположение о том, что у млекопитающих клетки парвоцеллюлярного типа, возможно, появились на более поздних ступенях эволюционного развития, чем магноцеллюлярные клетки.

Магноцеллюлярные клетки. Клетки магноцеллюлярного типа, более принципиально важные, найдены у всех млекопитающих. Магноцеллюлярные клетки ЛКТ получают сигнал от *М*-клеток сетчатки. В соответствии с этим рецептивные поля клеток магноцеллюлярного типа относительно велики — примерно в два или в три раза больше рецептивных полей клеток парвоцеллюлярного типа, а потому сравнительно мало эффективны при обнаружении мелких деталей. Функционально клетки магноцеллюлярного типа связаны с восприятием глубины и движения, кроме того, вместе с клетками парвоцеллюлярного типа они участвуют в восприятии формы и контуров (Livingstone & Hubel, 1988).

Магноцеллюлярные клетки более чувствительны к стимулам, не очень отличающимся по признаку контрастности, чем парвоцеллюлярные клетки , т. е. они способны отмечать меньшую разницу между освещенными и неосвещенными участками. В то время как парвоцеллюлярные клетки более эффективны при обнаружении очень контрастного сигнала, например черного предмета на белом фоне, магноцеллюлярные клетки более эффективны при обнаружении серого предмета на сером же, но немного более темном фоне. Иными словами, магноцеллюлярные клетки более эффективны при распознавании неотчетливых изображений, нежели парвоцеллюлярные клетки. Подобная особенность позволяет более полно воспринимать пространственные соотношения между поверхностями, объектами и их фоном, что, в свою очередь, способствует лучшему восприятию глубины.

Магноцеллюлярные клетки также быстрее реагируют на раздражители, чем парвоцеллюлярные клетки, и эта реакция менее продолжительна (т. е. они демонстрируют выброс активности и быстро «затухают»). Как и у соответствующих им *М*-клеток сетчатки, у магноцеллюлярных клеток скорость ответной реакции на стимулирование такова, что особенно хорошо подходит для обнаружения движения (Livingstone & Hubel, 1988).

Подводя итог, можно сказать, что парвоцеллюлярные клетки ЛКТ цветочувствительны, имеют маленькие рецептивные поля (вследствие чего способны раз-

личать незначительные детали), медленно инициируются, сравнительно долго отвечают на раздражитель и относительно плохо различают неконтрастные стимулы. Магноцеллюлярные клетки нечувствительны к цвету, имеют большие рецептивные поля и небольшую разрешающую способность в отношении мелких визуальных признаков, быстро отвечают на действие раздражителя, причем их реакция очень кратковременна. Они также относительно чувствительны к неконтрастным сигналам. Существенные различия между клетками этих двух типов позволяют сделать вывод о том, что они ответственны за совершенно разные функции зрения: магноцеллюлярные клетки фиксируют движение и активны в пределах стационарного стимула (*где* объекты находятся), а парвоцеллюлярные клетки имеют дело с цветом, формой и деталями визуального изображения (*каковы* объекты). Нейрофизиологи часто называют магноцеллюлярный и парвоцеллюлярный отделы отделами *где* и *что* соответственно. Обобщенные данные о различиях между этими двумя отделами зрительной системы представлены в табл. 3.4.

Таблица 3.4

Свойства парвоцеллюлярных и магноцеллюлярных клеток

Свойство	Парвоцеллюлярные	Магноцеллюлярные
Реагирует на цвет	Да	Нет
Реагирует на мелкие детали	Да	Нет
Величина рецептивного поля	Маленькое	Большое
Чувствительность к нерезкому контрасту	Низкая	Высокая
Чувствительность к резкому контрасту	Высокая	Низкая
Скорость реакции	Невысокая, реакция замедленная	Большая, реакция мгновенная
Сигнал от сетчатки	От *P*-клеток	От *M*-клеток
Возможные функции	Цветное зрение, острота зрения	Восприятие движения и глубины

Рецептивные поля зрительной коры

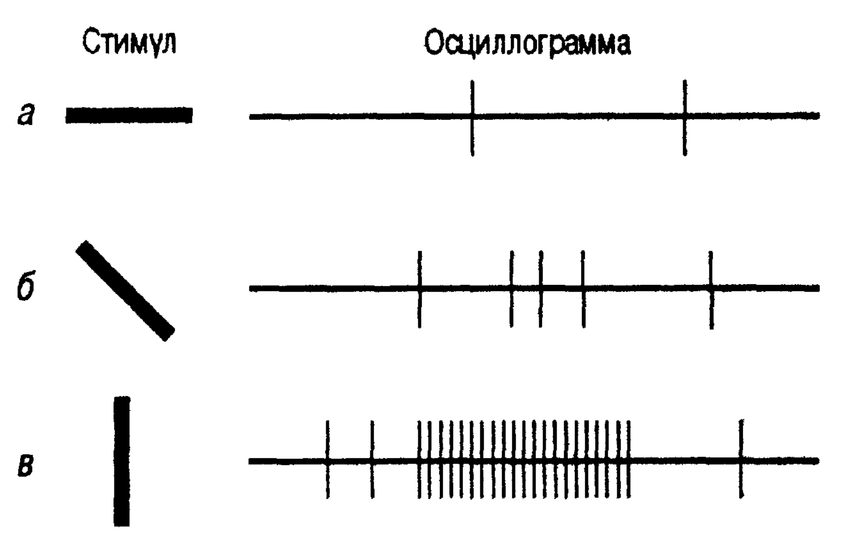
Как отмечалось выше, рецептивные поля клеток ЛКТ аналогичны рецептивным полям ганглиозных клеток сетчатки, т. е. они имеют центральную «зону ВКЛЮЧЕНИЯ» и расположенную вокруг нее (по концентрическому принципу) «зону ВЫКЛЮЧЕНИЯ» или наоборот. Однако для возбуждения клеток, лежащих ближе к зрительной коре, требуется более тонкий механизм, что и сказывается на их рецептивных полях. При переходе от клеток сетчатки к клеткам коры усложняются не только анатомические особенности самих клеток, но и сигналы, необходимые для их возбуждения. Работы Дэвида Хьюбела и Торстена Визела (лауреатов Нобелевской премии в области медицины и физиологии за 1981 г.) о зрительном мозге млекопитающих значительно расширили наши знания в этой области (Hubel, 1982; Hubel & Wiesel, 1959, 1962, 1979). Большая часть их плодотворных исследований посвящена изучению рецептивных полей первичной зрительной коры (т. е. слоя VI, или поля Бродмана 17), получающей сигналы непосредственно от ЛКТ, и картографированию этих полей.

Хьюбел и Визел нашли, что, в отличие от рецептивных полей ганглиозных клеток сетчатки и клеток ЛКТ с концентрически расположенными по отношению друг к другу «зонами ВКЛЮЧЕНИЯ И ВЫКЛЮЧЕНИЯ», рецептивные поля нейронов зрительной коры имеют *линейные* свойства (организованы не по циркулярному, а по линейному принципу). Иными словами, наиболее эффективными стимулами для них являются линии, полосы и различные прямоугольные сегменты с четкими краями. Существует несколько типов кортикальных нейронов. У некоторых из них рецептивные поля чрезвычайно малы, у других — относительно велики, прежде всего у тех, которые связаны с периферическими зонами сетчатки (Hubel & Wiesel, 1962). Ниже приводится более подробное описание рецептивных полей кортикальных клеток разных типов.

Простые клетки. Рецептивные поля некоторых клеток относительно просты; активную реакцию вызывают маленькие, удлиненные прямолинейные сегменты, такие как полоска света (темная полоса на светлом фоне или наоборот) или край. Кроме того, рецептивные поля этих клеток реагируют только на стимулы, которые находятся в определенном месте и определенным образом ориентированы (рис. 3.28).

Даже при незначительном отклонении раздражителя от вертикального положения (на 15°) реакция клетки уменьшается. Клетки, которые весьма избирательно реагируют на простые и характеристические особенности окружающей обстановки, Хьюбел и Визел назвали **простыми клетками.**

Сложные клетки. Второй группой клеток, идентифицированных Хьюбелем и Визелом, являются **сложные клетки.** Так же как и простые, сложные клетки *ориентационно специфичны*, т. е. они демонстрируют максимальную реакцию на сигналы, ориентированные определенным образом. Однако рецептивные поля сложных клеток, как правило, больше рецептивных полей простых клеток. Более того, сложные клетки отличаются от простых также и тем, что реагируют на определенным образом ориентированный сигнал, находящийся в любом месте достаточно большого участка поля зрения, т. е. определенное положение сигнала в поле зрения не имеет принципиального значения. Второй отличительной особенностью сложных клеток является то, что они реагируют на *движение* сигнала в пределах их рецептивных полей. Однако, как следует из рис. 3.29, они наиболее активно реагируют на движение сигнала в определенном направлении. Так, при движении полосы вниз наблюдается весьма активная реакция, однако при движении полосы вверх, влево или вправо этого не происходит.



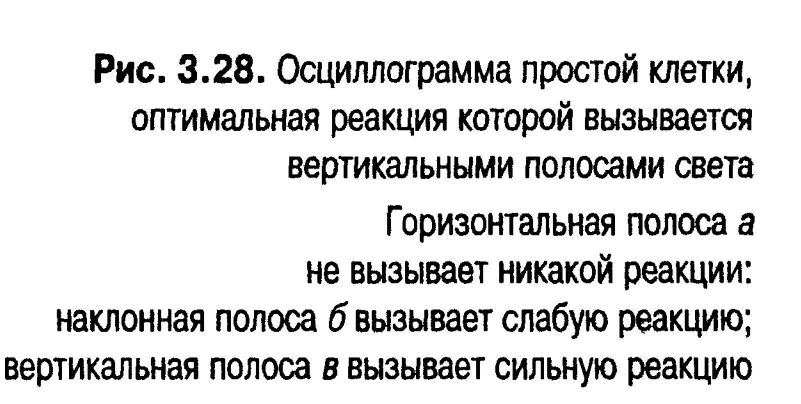


Рис. 3.28. Осциллограмма простой клетки, оптимальная реакция которой вызывается вертикальными полосами света

Горизонтальная полоса *а* не вызывает никакой реакции: наклонная полоса *б* вызывает слабую реакцию; вертикальная полоса *в* вызывает сильную реакцию

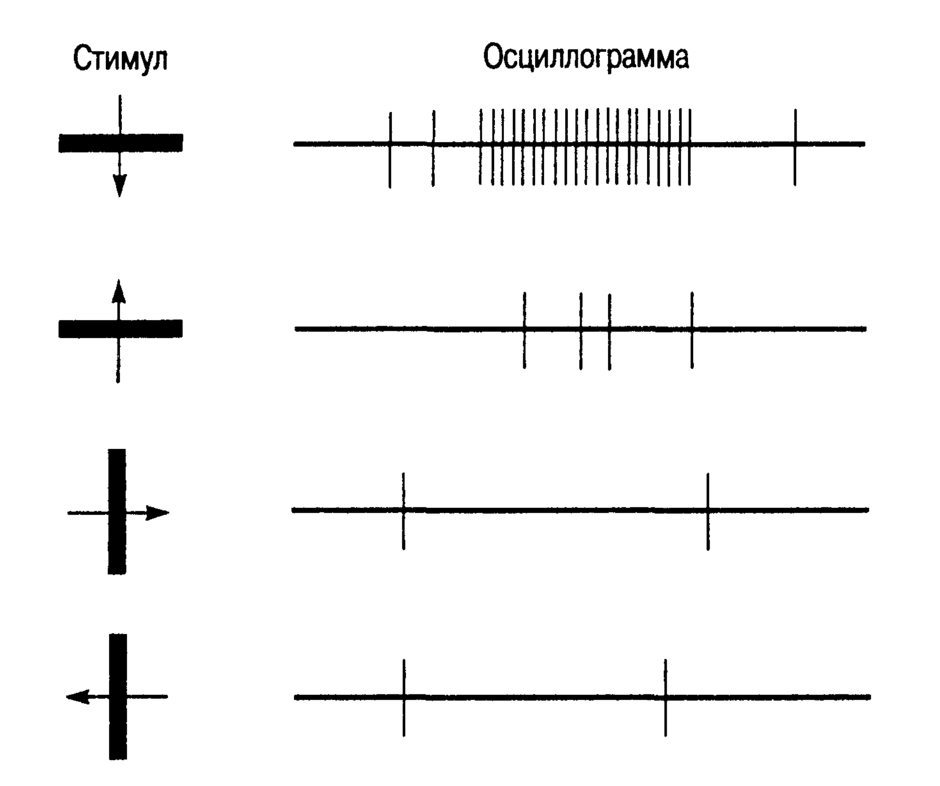


Рис. 3.29. Осциллограмма реакции сложной клетки на направление движения

Клетка активно реагирует только на движение сигнала вниз. Движение сигнала вверх вызывает слабую реакцию, а движение сигнала вправо или влево вообще не вызывает никакой реакции

Гиперсложные клетки. Кортикальные клетки третьего вида были названы **гиперсложными клетками.** Они похожи на сложные клетки, и их рецептивные поля демонстрируют оптимальную реакцию на движение и на сигнал, ориентированный определенным образом. Однако наиболее существенной особенностью гиперсложных клеток является то, что они лучше всего реагируют на *определенную длину* (рис. 3.30).

Эта особенность позволяет предположить, что гиперсложные клетки реагируют на изменения границ. Следовательно, рецептивное поле гиперсложной кортикальной клетки проявляет максимальную кортикальную активность в том случае, когда световой стимул определенным образом ориентирован, перемещается вдоль сетчатки в определенном направлении и имеет ограниченную длину. Отклонения от этих требований могут привести к ослаблению ответной реакции той кортикальной клетки, активность которой изучается, или к полному отсутствию реакции. Гиперсложные клетки особенно эффективны при обнаружении краев, углов и границ.

Некоторые простые и сложные кортикальные клетки также более активно реагируют тогда, когда в их рецептивных полях оказываются раздражители определенной длины. Такие клетки называются *клетками, реагирующими на соизмеримые сигналы*, поскольку наиболее активными раздражителями для них являются резко обрывающиеся стимулы, располагающиеся под определенным углом, т. е. такие стимулы, которые не выходят за пределы рецептивного поля клетки. (Классификация и номенклатура кортикальных клеток в соответствии с нейронными свойствами постоянно подвергается ревизии и пересмотру; в соответствии с этим название *гиперсложная* применительно к кортикальной клетке, рецепторное поле которой обладает уникальными свойствами, в данном контексте использовано нами как экспериментальное. Не исключено, что именно сейчас наиболее уместно сделать оговорку, суть которой в том, что многие клетки зрительной коры имеют разнообразные и сложные рецептивные поля.)

Обобщая все сказанное выше, можно сказать, что на разных уровнях зрительной системы происходят сложные превращения нейронной информации. По мере того как стимулирование достигает высших центров, клетки становятся более из-

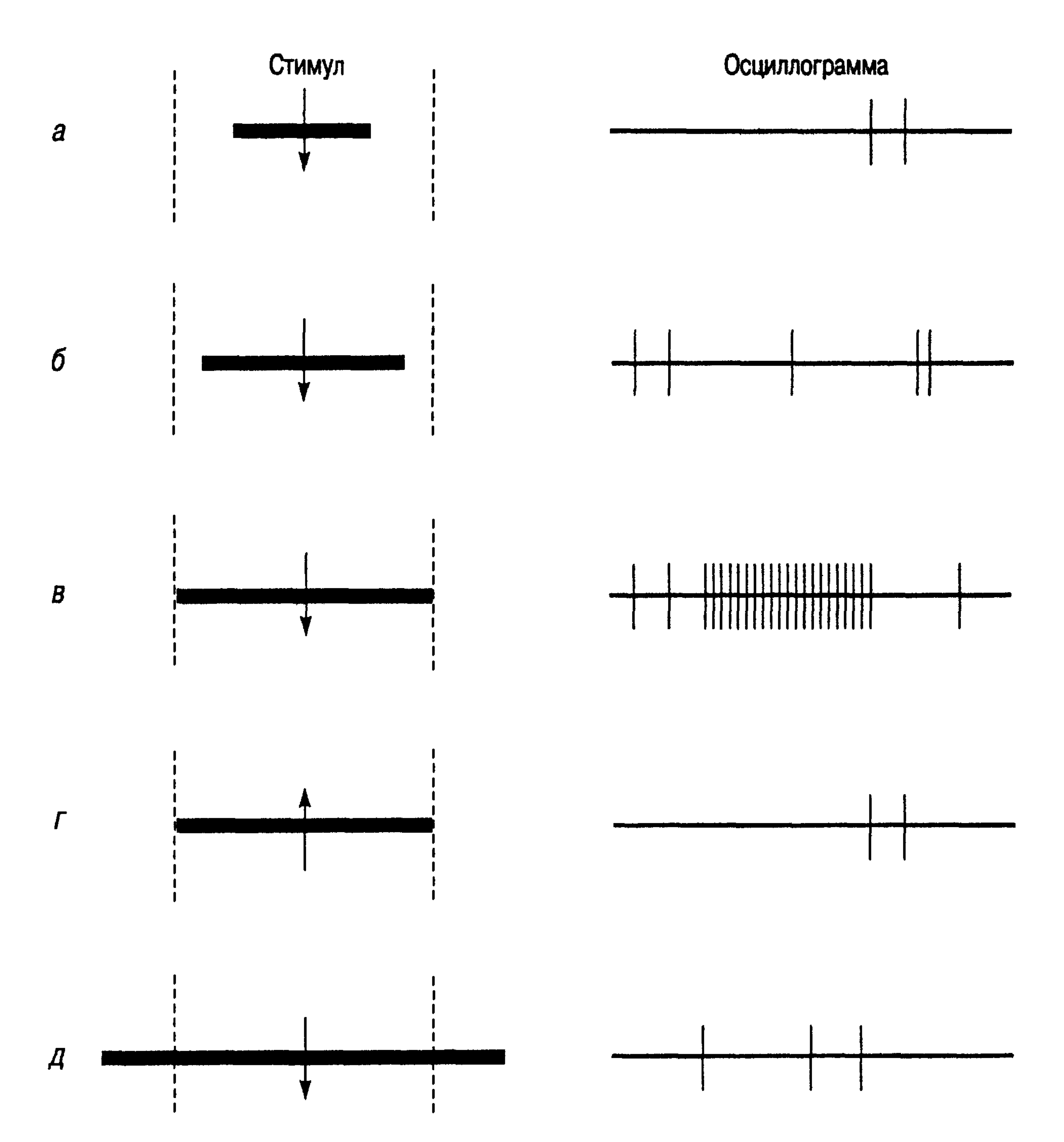


Рис. 3.30. Осциллограмма гиперсложной клетки, чувствительной к длине сигнала и его направлению Сильную реакцию вызывают только сигналы определенной длины, двигающиеся вниз *в*. (Пунктирными линиями обозначены границы рецептивного поля)

бирательными и генерируют более абстрактный визуальный образ. Так, фоторецепторы сетчатки реагируют только при прямом попадании на них света; в ганглиозных клетках сетчатки и клетках ЛКТ потенциалы действия активно возникают только тогда, когда освещается центр (или в другом случае — периферия) рецептивного поля; простые клетки зрительной коры реагируют только на линейные сегменты, ориентированные определенным образом; сложные клетки требуют движения в определенном направлении, а гиперсложные клетки (так же, как простые и сложные клетки, реагирующие на сигналы, соизмеримые по величине с их рецептивными полями) требуют, чтобы находящиеся внутри их рецептивных полей стимулы были определенной длины. Кандел (Kandel, 1985, p.381) следующим образом обобщил иерархию, существующую в зрительной системе:

> Будучи низшим уровнем системы, нейроны ганглиозных клеток сетчатки и клеток ЛКТ реагируют преимущественно на изменение яркости По мере продвижения вверх по иерархической лестнице появляются такие клетки, как простые и сложные клетки коры, которые начинают реагировать на линейные сегменты и границы. Гипер-

сложные клетки реагируют на изменения самих границ. Таким образом, чем выше уровень зрительной системы, тем более конкретными становятся требования к раздражителю, способному вызвать ответную реакцию... Каждая клетка последующего уровня видит больше, чем клетка предыдущего уровня, а ее способность к абстрактному зрению выше.

Ориентационные колонки и макроколонки. Еще одно свойство рецептивных полей простой, сложной и гиперсложной клеток, а также клеток, реагирующих на сигналы, соизмеримые с их рецептивными полями, — *ориентация* стимулов, спроецированных в зрительную систему. Это свойство описывает очень интересный аспект физической организации зрительной коры — *функциональную архитектуру*. Чтобы читатель понял, о чем идет речь, полезно описать опыты, позволяющие наблюдать этот аспект (Hubel & Wiesel, 1974).

Микроэлектрод вводится в кору головного мозга перпендикулярно ее поверхности (рис. 3.31). По мере того как микроэлектрод проникает через кортикальные слои (глубина проникновения равна примерно 2 мм), все рецептивные поля вертикальных «пакетов» десятков тысяч простых, сложных и гиперсложных клеток, встречающихся на его пути, демонстрируют одинаковые ориентационные предпочтения. Иными словами, рецептивные поля всех клеток, образующих данную колонку, наилучшим образом реагируют на одно и то же расположение стимула. Вертикаль, образованная клетками, имеющими одинаковые ориентационные предпочтения, называется **ориентационной колонкой.**

Методично вводя микроэлектрод в разные участки коры и под разными углами, Хьюбел и Визел открыли существование серий ориентационных колонок. При этом они наблюдали интересное явление: рецептивные поля клеток, принадлежащих соседним колонкам, демонстрировали постепенное, но целенаправленное из-

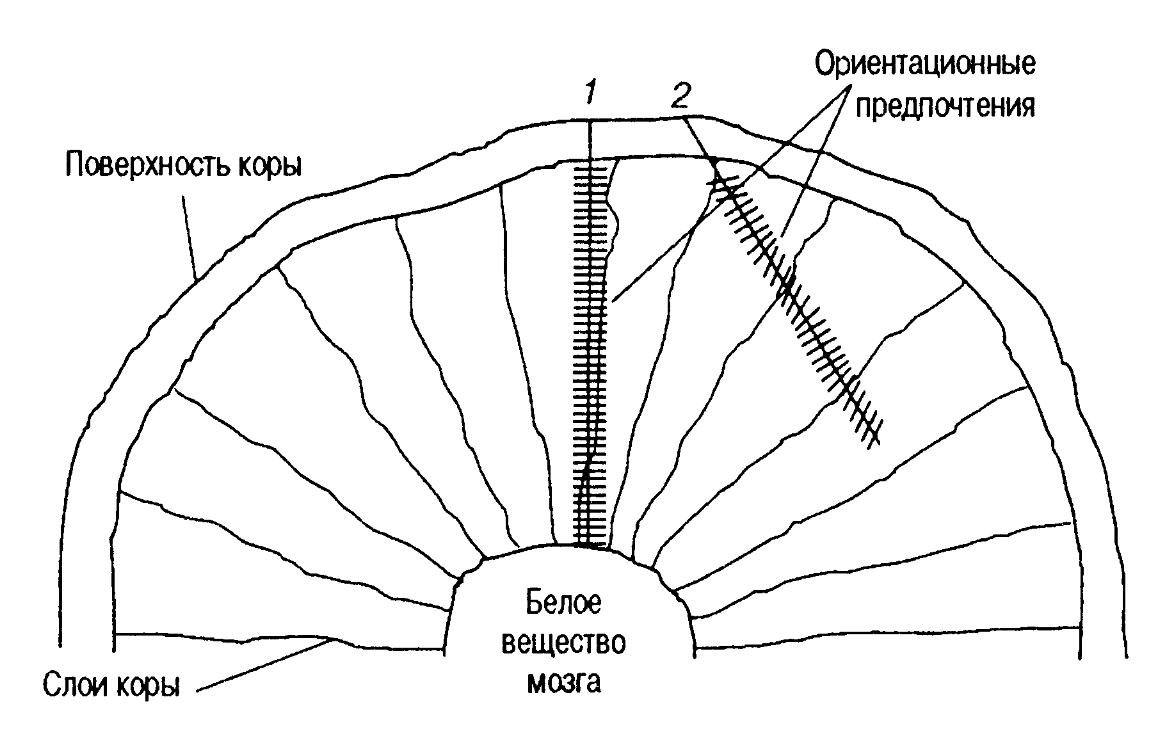


Рис. 3.31. Вертикальные колонки зрительной коры

Если микроэлектрод введен перпендикулярно поверхности коры, он проходит через рецептивные поля клеток, имеющих одинаковые ориентационные предпочтения (микроэлектрод 1). Вертикальный «пакет» клеток, имеющих одинаковые ориентационные предпочтения, называется ориентационной колонкой. Микроэлектрод 2, введенный в кору под небольшим углом, проходит через разные колонки и стимулирует клетки, имеющие разные ориентационные предпочтения. (*Источник*: Hubel & Wiesel, 1962)

менение ориентационных предпочтений (рис. 3.32). Если в качестве некой точки отсчета взять, скажем, колонку, рецептивные поля клеток которой реагируют на горизонтально расположенный раздражитель (угол наклона равен 0°), то клетки колонки, непосредственно примыкающей к ней (расстояние равно примерно 0,5 мм), наиболее активно реагируют на раздражители, расположенные под углом, равным примерно 10°. Следующая за ней колонка образована клетками, рецептивные поля которых активнее всего реагируют на сигнал, наклоненный под углом, равным 20°, и т. д. вплоть до колонки, образованной клетками, рецептивные поля которых селективно реагируют на вертикальные сигналы (угол равен 90°).

Затем начинается постепенный возврат к горизонтальному сигналу, и ориентационный цикл завершается, «совершив оборот» в 180°. Это последовательное прохождение через весь набор ориентаций аналогично движению часовой стрелки: начав с горизонтального положения (9.00), она постепенно перемещается в вертикальное положение (12.00), затем снова в горизонтальное (3.00). В соответствии с данными Хьюбела и Визела, для завершения полного цикла ориентационных предпочтений требуется около 18–20 колонок, расположенных на расстоянии, равном примерно 1 мм. Таким образом было доказано существование серий, или кластеров, прилегающих друг к другу колонок, рецептивные поля клеток которых последовательно представляют все возможные ориентационные предпочтения.

Организация ориентационных колонок учитывает и то, какой глаз стимулируется. Хотя клетки коры получают информацию от обоих глаз, они более чувстви-

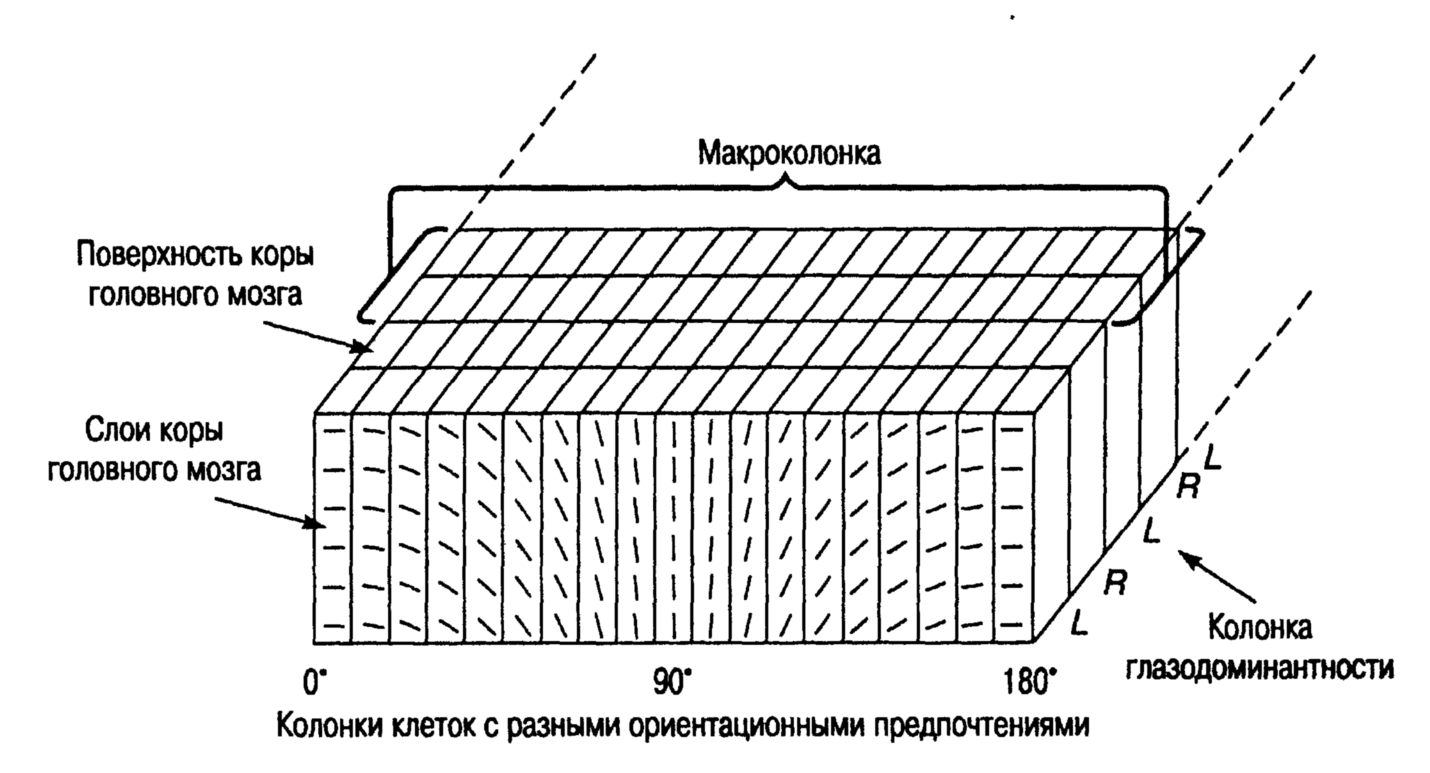


Рис. 3.32. Схематическая диаграмма колонок и макроколонок ориентации (вертикальный разрез)

Рецептивные поля всех клеток колонки имеют одинаковые ориентационные предпочтения. Однако рецептивные поля клеток прилегающих друг к другу колонок имеют различные ориентационные предпочтения. Как следует из рисунка, ориентационные предпочтения изменяются постепенно, но совершенно определенным образом. Вследствие этого на расстоянии, равном примерно 1 мм, представлены все возможные ориентации. Справа от рисунка представлены *колонки глазодоминантности*. Колонки клеток, управляемых левым глазом, чередуются с колонками клеток, управляемых правым глазом. Кластер, или модуль, состоящий примерно из 18–20 примыкающих друг к другу и охватывающих весь спектр ориентационных предпочтений колонок ориентации, в состав которого входят колонки для левого и правого глаза (т. е. колонки глазодоминантности), называется *макроколонкой*

тельны и активнее реагируют в тех случаях, когда стимулируется либо левый, либо правый глаз. Подобная тенденция кортикальных клеток — активнее реагировать на стимулирование одного глаза, а не обоих — называется *глазодоминантностью.* Хьюбел и Визел (Hubel & Wiesel, 1977) нашли, что поверхность коры образована чередующимися пучками колонок глазодоминантности (см. рис. 3.32), каждая из которых отдает предпочтение стимулированию, полученному либо от левого, либо от правого глаза.

Таким образом, структурными элементами коры головного мозга являются не только ориентационные колонки, но и колонки глазодоминантности. Как следует из рис. 3.32, кластер (или как его еще иногда называют — *модуль*) прилегающих друг к другу колонок, включающий все возможные варианты ориентации, а также колонки для левого и правого глаза (т. е. колонки глазодоминантности), называется **макроколонкой.** Поверхность первичной зрительной коры головного мозга — это регулярно повторяющиеся макроколонки, и каждая из них располагает нейронными механизмами, необходимыми для анализа и обработки информации, воспринятой строго определенным участком поля зрения. Вообще отдельный и четко организованный пучок клеток первичной зрительной коры — гиперколонка — анализирует каждый элемент визуального мира, изображение которого спроецировано на сетчатку.

Кортикальное увеличение. Существуют десятки тысяч макроколонок, пронизывающих всю первичную зрительную кору, и каждая из них связана с совершенно определенным участком сетчатки. Однако несмотря на то, что макроколонки не отличаются друг от друга по величине, между разными участками сетчатки они распределены по-разному: участку сетчатки, прилегающему к центральной ямке, «принадлежит» значительно больше кортикального пространства, а следовательно, и большее количество макроколонок, чем аналогичному по площади участку ее периферии (Anstis, 1998). Такое неравное, но функционально оправданное распределение «кортикального представительства» между центральной ямкой и периферийной сетчаткой называется **кортикальным увеличением.** Смысл подобного распределения становится понятен, если вспомнить, что рецепторы центральной ямки расположены чрезвычайно близко друг к другу, в то время как плотность распределения рецепторов на периферии сетчатки значительно меньше. Более того, кортикальное увеличение означает не только то, что относительно большой участок коры связан с небольшим участком сетчатки, но и то, что большая часть кортикального пространства «предоставлена в распоряжение» особого участка сетчатки (т. е. центральной ямки), ответственного за принципиально важные функции — восприятие мелких деталей и остроту зрения. Кортикальное увеличение является также примером важного организационного принципа нервной системы: количество нервной ткани структуры или отдела, анализирующего признаки (например, ЛКТ или первичной зрительной коры) и принадлежащего рецептивной поверхности (в данном случае — центральной ямке), пропорционально функциональной значимости этой поверхности, а не ее площади или площади рецептора (Kandel, Schwartz & Jessell, 1995).

Кортикальные клетки и обнаружение признаков. Теперь мы уже знаем, что обработка информации происходит в разных отделах зрительной системы, вклю-

чая уровень ганглиозных клеток сетчатки и ЛКТ. Кроме того, клетки первичной зрительной коры реагируют на такие весьма специфические особенности стимулов, как ориентация, движение и величина. Еще ярче способность реагировать на специфические признаки выражена у клеток некоторых участков коры, лежащих вне первичной зрительной коры затылочной доли. Один из участков мозга, который, как представляется, вносит свой вклад в избирательное, сложное распознавание признаков, расположен в *височной доле* (он примерно соответствует участку, лежащему непосредственно за висками).

С точки зрения обнаружения признаков особый интерес представляет тот участок височной доли, который расположен в ее нижней части и называется *нижней височной корой*, или *IT* (эта аббревиатура уже вскользь упоминалась нами при обсуждении экстрастриарной коры, см. с. 129). В нижневисочной коре макаки была найдена (Gross, Rocha-Miranda & Bender, 1972) небольшая группа кортикальных клеток, рецептивные поля которых отличались избирательной чувствительностью к величине, форме, ориентации, направлению движения и цветовым особенностям стимула. Более того, эти клетки демонстрировали весьма необычную, едва ли не поразительную способность реагировать на раздражители. В кортикальной зоне макаки авторы обнаружили клетку, которая активизировалась под влиянием такого стимула, как очертания собственной передней лапы обезьяны. Интересно отметить, что реакция на очертания указывающих вниз пальцев была значительно слабее реакции на очертания пальцев, направленных вверх или вбок. Именно

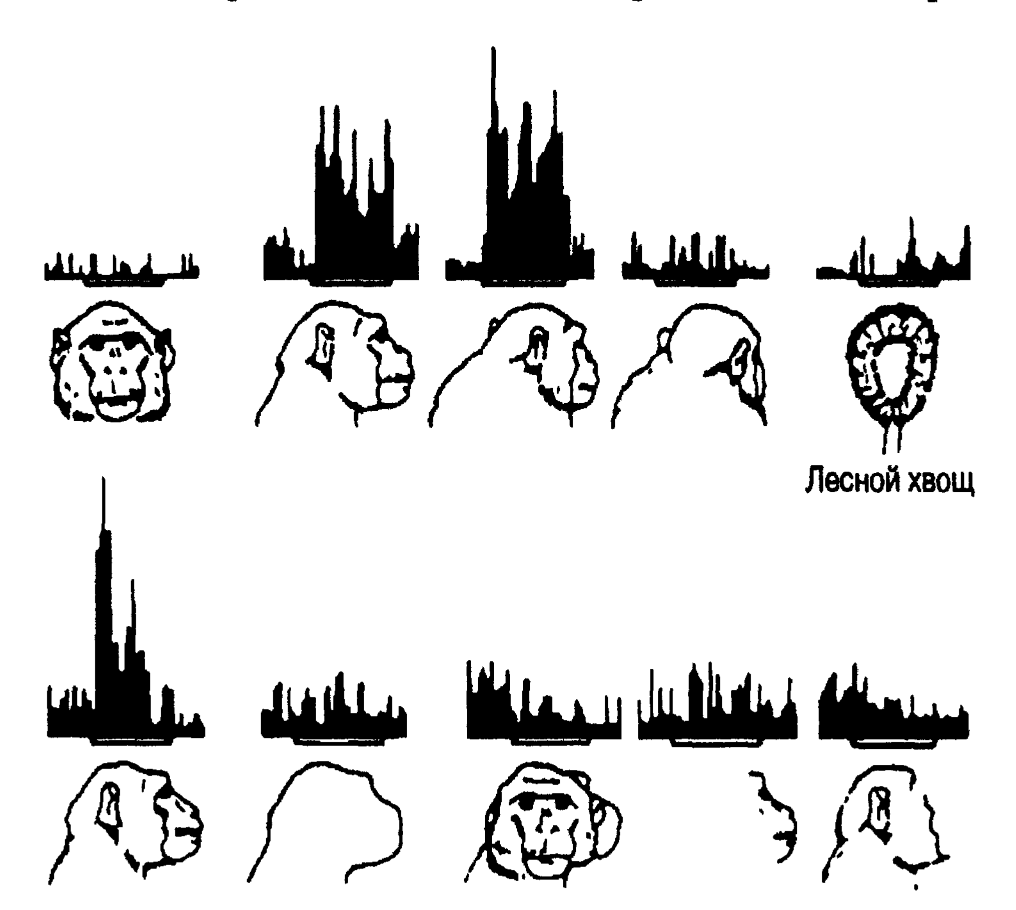


Рис. 3.33. Активность нейронов нижневисочной коры обезьяны по отношению к профилям

На рисунке представлены некоторые из предъявленных животному стимулов и соответствующие им осциллограммы активности определенных нейронов коры его мозга. Графики над каждым сигналом содержат информацию о количестве потенциалов действия, или спайков, образованных нейронами (вертикальные линии) за определенное время (горизонтальные линии). Линии под графиками соответствуют периоду времени, в течение которого предъявлялся стимул. (*Источник:* R. Desimone et al. *Journal of Neuroscience, 4*, 1984, p. 2159. Воспроизводится с разрешения Неврологического общества)

в таком положении — направленной вверх или вбок — обезьяна обычно и видит свою руку. Кроме того, были идентифицированы и такие клетки *IT* коры макаки, которые заметно изменяли характер своей реакции и реагировали на обезьяньи профили более энергично, чем на другие стимулы (Desimone et al., 1984; см. также Desimone, 1991; Rolls & Tovee, 1995; Young & Yamane, 1992). Как следует из рис. 3.33, эти клетки активно реагировали на профили обезьян и очень слабо — на лицо в фас или на такой стимул, как лесной хвощ. Кроме того, изменение каких-либо элементов профиля или их удаление значительно уменьшали активность клетки.

Нет ничего удивительного в том, что восприятие приматами таких сложных, биологически значимых объектов, как лица требует участия различных отделов коры головного мозга. Помимо избирательной реакции на лица, характерной для некоторых клеток *IT*, способность к поразительной специфичности реакции проявил и другой участок височной доли, называемый *верхневисочной корой*. Брюс и его коллеги (Bruce, Desimone & Gross, 1981) нашли в этом отделе коры головного мозга обезьяны клетки, наиболее активно реагирующие на изображения лица обезьяны в фас. Если с лица убирали глаза или его изображали в свойственной мультфильмам карикатурной манере, реакция клеток значительно ослабевала. Кроме того, известно, что в предлобной доле коры головного мозга обезьяны (*в нижнем префронтальном кортексе*) существует строго отграниченный участок, нейроны которого обрабатывают *исключительно* лишь ту информацию, которую сообщают лица (O'Scalaidhe et al., 1997). Другие сигналы, не имеющие к ним отношения, но тоже биологически релевантные — пища, змеи и насекомые — не вызывали никакой реакции со стороны этих нейронов, и их избирательность по отношению к лицам очевидна.

Нейрофизиологические свидетельства существования в коре головного мозга нечеловекообразных приматов участков, «специализирующихся» на восприятии лиц, позволяют с достаточно высокой долей уверенности предположить, что у человека тоже есть аналогично функционирующие нейронные структуры. Приняв, что они действительно существуют, Нэнси Кэнвишер предлагает интересное объяснение их происхождения (Kanwisher, 1998, p. 210):

> Восприятие лиц было навыком, имевшим решающее значение для выживания на протяжении всего нашего эволюционного прошлого, и вполне вероятно, что сейчас у наших генов есть специальная программа, предназначенная для конструирования модулей лиц (т. е. специальные нейронные процессы, выполняющие определенные когнитивные операции. — *Примеч. авт.*). Однако не исключено, что это обстоятельство, важное для нас, и опыт восприятия лиц, который мы имеем, соединенный с принципами нейронной самоорганизации, приводят нас к модулю лица.

Обнаружение признаков низшими животными. Клетки, селективно воспринимающие разные признаки, есть не только у приматов. Кендрик и Болдуин (Kendrick & Baldwin, 1987) нашли, что в височной доле коры головного мозга рогатой породы овец (во время эксперимента овца не была наркотизирована) есть клетки, которые преимущественно реагируют на изображения лиц в натуральную величину, причем это в равной мере относится как к лицам людей, так и к мордам овец и других животных. Авторы сообщили о том, что клетки, избирательно реагирующие на такие раздражители, как овечьи морды, могут быть связаны с факторами, реле-

вантными взаимосвязям, существующим между овцами. Так, они нашли группу клеток, селективно реагирующих на рога на голове овцы и на их величину, что, по мнению авторов, «возможно, связано с быстрым определением пола наблюдаемого животного или его места среди себе подобных» (р. 450).

Кортикальная организация, описанная в предыдущих разделах, нехарактерна для зрительных систем многих низших видов. У животных, имеющих сравнительно примитивную зрительную кору (кролики и суслики), или у тех, у кого она полностью отсутствует (голуби и лягушки), сетчатка, как правило, наделена способностью к исключительно сложным процессам интегрирования информации (Michael, 1969). Известен ставший классическим нейрофизиологический анализ зрения лягушки, выявивший в ее сетчатке несколько видов, или форм, детекторов (Lettvin et al., 1959). Фиксируя нейронную реакцию отдельных волокон зрительного нерва лягушки на действие различных визуальных стимулов, авторы идентифицировали несколько разных типов волокон, каждый из которых отвечает за реагирование на события определенного рода. Некоторые волокна реагировали на острые края и границы, на движения краев и на общее ухудшение освещенности. Наиболее интересными оказались нервные волокна, названные авторами «детекторами насекомых», поскольку именно они лучше всего реагировали на мелкие темные предметы, мелькавшие в поле зрения лягушки. Предоставим слово самим авторам:

> Это волокно лучше всего реагирует тогда, когда в поле зрения появляется темный объект меньшего размера, чем поле зрения, останавливается, а затем возобновляет движение, периодически замирая снова. На реакцию не влияет ни изменение освещенности, ни перемещение фона (скажем, изображения травы и цветов); ее нет только в том случае, когда фон — движущийся или неподвижный — попадает в поле зрения лягушки. Можно ли лучше описать систему обнаружения доступного насекомого? (р. 1951).

Функциональное значение «детекторов насекомых» для лягушки, преимущественно питающейся именно насекомыми, очевидно. Следовательно, лягушка, обладающая примитивным мозгом, имеет исключительно сложную сетчатку, способную самостоятельно анализировать, обрабатывать и интерпретировать визуальную информацию. Складывается такое впечатление, что степень обработки информации на сетчатке и / или в мозгу зависит от эволюционного развития вида.

Существуют ли детекторы признаков? Все сказанное выше, и в первую очередь то, что относится к зрению приматов, вполне может заставить читателя поставить под сомнение роль кортикальных клеток в восприятии предмета в целом. Является ли наше восприятие конкретных объектов — например, таких биологических объектов, как лица и руки, — непосредственно и исключительно результатом возникновения потенциалов действия в определенных клетках мозга? Иными словами — существуют ли специфические и уникальные кортикальные клетки, предназначенные для детектирования специфических признаков? Возможно, ответ должен быть отрицательным, прежде всего потому, что подавляющее большинство кортикальных клеток недостаточно точно или тонко «настроены» на конкретные объекты. Действительно, в известной мере большинство клеток способны реагировать на любой сложный стимул, и само понятие клеток — детекторов специфических признаков ставится под сомнение статистическими исследованиями. Даже

при том, что количество кортикальных клеток огромно, вокруг нас все равно слишком много визуальных событий, чтобы на каждое из них приходилась своя специфическая клетка. Более того, каждое отдельное восприятие нуждалось бы в определенном количестве идентичных клеток-дублеров. Иначе смерть одной-единственной клетки (а клетки умирают часто) означала бы утрату способности узнавать определенные предметы или признаки.

Более оправданным и логичным является представление об индивидуальных кортикальных клетках как детекторах признаков, которое основано на том, что они, кортикальные клетки, функционируют не в изоляции. Они взаимодействуют друг с другом в рамках общей кортикальной активности. Не исключено, что единичная кортикальная клетка участвует в выполнении многих перцептивных задач, и восприятие такого объекта, как лицо, является результатом активности констелляции кортикальных клеток. Иными словами, образ предмета или массы особых сложных дифференциальных признаков, возможно, является результатом определенной активности внутри разветвленной системы взаимодействующих друг с другом клеток, клеток, связанных тенденцией одинаково реагировать на аналогичные признаки и свойства стимулов, а не активации клетки — детектора единичного признака (Gray & Singer, 1989).

Кроме того, не следует забывать о той роли, которую играют в детектировании признаков и различные ретинотопические карты, существующие в коре головного мозга. Как уже отмечалось выше, сетчатка проецируется на ЛКТ. Иными словами, ЛКТ содержит упорядоченное изображение, или топографическую карту сетчатки. Топография сетчатки сохранена также и в целлюлярной организации зрительной коры. Ретинотопические карты есть во многих участках коры, они создают в коре множество изображений сетчатки и поля зрения. Например, в каждом из ряда участков как затылочной, так и височной доли имеется отдельная проекция визуального мира. Зачем нужно такое количество ретинотопических карт? Каждая кортикальная зона, выполняя различные задачи, связанные с обработкой информации, нуждается для этого в специфических сведениях о стимуле, находящемся в поле зрения. Некоторые участки «специализируются» на анализе цвета, некоторые — на анализе движения, ориентации или глубины и т. д. В подобной специализации и сегрегации нет ничего нового — достаточно вспомнить, как отличаются друг от друга *P*- и *M*-клетки ганглиозного уровня и парвоцеллюлярные и магноцеллюлярные клетки ЛКТ. Следовательно, каждая ретинотопическая карта является неким обобщенным образом, экстрактом некоторых необходимых и характерных признаков или свойств всего того, что находится в поле зрения.

Из подобной функциональной специализации следует, что ухудшение работы любой из этих кортикальных карт (или ведущих к ним специфических зрительных путей) может вызвать серьезное нарушение зрения, а в чем конкретно оно проявится — это зависит от того, какая карта или какой путь нарушены. Работая в этом направлении, Ливингстон и ее коллеги (Livingstone et al., 1991) изучили зависимость между дефектами в магноцеллюлярном отделе ЛКТ и *дислексией* (заболеванием не вполне ясной этиологии, которое при сохранении общего интеллекта и сенсорной функции вызывает нарушение таких навыков, как чтение). Авторы нашли, что дислексики, которые плохо справились с тестом, требующим быстрого визуального

распознавания неконтрастных сигналов, имеют и патологические изменения магноцеллюлярных клеток ЛКТ (быстродействующих клеток, частично ответственных за распознавание не очень контрастных сигналов). Это наблюдение позволило Ливингстон и ее коллегам предположить, что, возможно, дислексия, хотя бы отчасти, связана с нарушением функции определенных клеток мозга (см. Cornelissen et al., 1998; Stein & Walsh, 1997). (Не исключено также, что дислексию могут вызывать дефекты не только зрительного тракта, но и кортикальных отделов, связанных с обработкой речевой информации. См. Merzenich, 1996; Shaywitz et al., 1998.) Эта связь также поддерживает более широкое общее представление, суть которого заключается в том, что идентификация специфических внешних сигналов — а может быть, и само восприятие как таковое — возможно благодаря активности специализированных нейронных единиц, скапливающихся в определенных отделах зрительной системы.

Цель, которую мы ставили перед собой, работая над этой главой, заключалась в том, чтобы познакомить читателя с основными зрительными структурами, функциями и явлениями; представить обзор нейрофизиологических основ обработки зрительной информации и рассмотреть передачу нейронной информации с одного уровня зрительной системы на другой и обмен ею. В следующей главе мы расширим нашу дискуссию о зрении, включив в нее вопросы, связанные со специфическими визуальными функциями и свойствами, и используем для этого некоторые из физиологических принципов, описанных в данной главе. Можно сказать, что эта и следующая главы — основа, на которой базируется весь остальной материал данной книги. Многие свойства и характеристики глаза и зрительной системы иллюстрируют общие закономерности, управляющие поэтапной и усложняющейся на каждой последующей стадии передачей сенсорной информации, которые применимы ко всем чувствам.

Выводы

Данная глава вводит читателя в круг проблем, объединенных общим понятием — зрение. Мы начали с обсуждения природы визуального стимула — света — и подчеркнули, что такие психологические эффекты света, как цвет (или оттенок) и яркость связаны соответственно с длиной его волны и интенсивностью. Что касается последней, то мы рассмотрели вопросы, связанные как с измерением интенсивности света, падающего на поверхность, — естественного или искусственного, так и интенсивности отраженного от нее света, т. е. света, воспринимаемого глазом.

Остальные разделы главы преимущественно посвящены механизмам восприятия света. Были рассмотрены анатомическое строение и функции глаза. Были описаны основные элементы глаза — роговица, радужка и зрачок, хрусталик и управляющая им мышца. Затем была описана сетчатка, ее нейронные связи и фоторецепторы — палочки и колбочки, а также функциональное значение их нейронных связей для чувствительности и остроты зрения.

Мы также описали некоторые эволюционные тенденции, связанные с расположением глаз и величиной поля зрения, и обратили внимание читателей на то, что у животных, являющихся жертвами хищников, глаза расположены латерально,

а у хищников или у животных с сильно развитыми манипулятивными навыками, например у приматов, — глаза расположены фронтально.

Рассмотрены динамические процессы, происходящие с участием хрусталика, и прежде всего аккомодация, а также описаны некоторые аномалии зрения и проблемы, связанные с нарушением рефракции, — пресбиопия, гиперметропия, миопия, сферическая и хроматическая аберрация и астигматизм. Был сформулирован вывод о том, что специфические формы зрения, особенно злоупотребление в детстве работой, выполняемой на близком расстоянии, могут значительно способствовать развитию миопии. Мы также рассмотрели психологические факторы, влияющие на моргание и на величину зрачка.

Затем мы рассмотрели структурные и функциональные механизмы, характерные для нейронных путей, связывающих сетчатку с первичной кортикальной проекционной зоной затылочной доли мозга, и описали нейронные структуры, играющие роль центров обработки и передачи визуальной информации из сетчатки в первичную кортикальную проекционную зону, а также верхние бугорки четверохолмия и связь между ганглиозными клетками сетчатки и ЛКТ таламуса.

Понятие «рецептивное поле» было обсуждено применительно к разным отделам зрительной системы. Не вдаваясь в подробности, можно сказать, что рецептивное поле данного рецептора или нейрона — это участок сетчатки или поля зрения, который при достаточном стимулировании вызывает или тормозит возникновение в клетке потенциалов действия. Мы описали рецептивные поля и клетки разных видов, в том числе рецептивные поля и механизм их действия для ганглиозных *P*- и *M*-клеток сетчатки и для ЛКТ; последнее образовано группами маленьких и больших клеток, называемых соответственно парвоцеллюлярными и магноцеллюлярными.

В заключение мы рассмотрели рецептивные поля зрительной коры, включая простые, сложные и гиперсложные клетки, а также структурную и функциональную организацию рецептивных полей зрительной коры, в частности колонки ориентации, гиперколонки и кортикальное увеличение. Глава завершилась обсуждением роли кортикальных клеток в распознавании признаков.

Ключевые слова

Аккомодация
Астигматизм
Биполярная клетка
Ближайшая точка ясного видения, или ближайшая точка аккомодации
Верхние бугорки четверохолмия
Визуальный плен
Ганглиозные клетки
Гиперопия (или гиперметропия)
Гиперсложные клетки
Диск зрительного нерва
Длина волны
Зрачок
Зрительный перекрест (хиазма)
Интенсивность
Колбочки
Кортикальное увеличение
Латеральное коленчатое тело (ЛКТ)
Магноцеллюлярные клетки ЛКТ
Макроколонка
Миопия
M-клетки
Нанометр (нм)
Омматидий

Ориентационная колонка
Освещенность
Острота зрения
Палочки
Парвоцеллюлярные клетки ЛКТ
P-клетки
Пресбиопия
Простые клетки
Пупиллометрия
Радужка
Ресничная мышца
Ретинотопическая карта
Рефлекс Витта
Рефракционные аномалии
Рецептивное поле
Рецептивное поле центр—периферия
Роговица
Светимость
Сетчатка
Слепое пятно
Сложные клетки
Сложный глаз
Сосудистая оболочка
Сферическая аберрация
Таламус
Теория близкой работы или чрезмерных нагрузок на «близкое зрение»
Хроматическая аберрация
Хрусталик
Центральная ямка
Чувствительность
Энергия электромагнитного излучения
Эффект красных глаз
Яркость

Вопросы для проверки усвоения материала

1. Почему зрение важно для получения пространственной информации? Какая именно информация может быть получена с помощью зрительной системы?
2. В чем состоит разница между интенсивностью и яркостью и между освещенностью и светимостью?
3. Перечислите структурные компоненты, общие для всех образующих изображение глаз. В чем сходство глаза и фотоаппарата?
4. Каково назначение каждого из основных передних компонентов глаза, включая роговицу, радужку (или зрачок) и хрусталик? Как изменение освещенности влияет на величину зрачка?
5. Опишите сетчатку и ее основные фоторецепторы (палочки и колбочки), а также их функции и различия между ними (с точки зрения их расположения по отношению к центральной ямке и их относительного распределения в сетчатке). Что такое чувствительность зрения? Что такое острота зрения? Объясните, каким образом различные нейронные связи палочек и колбочек влияют на чувствительность и остроту зрения соответственно.
6. Каково функциональное значение фронтального и латерального расположения глаз у разных видов животных? Перечислите преимущества каждого из этих вариантов с точки зрения удовлетворения критически важных для выживания потребностей этих видов.
7. Опишите механизм аккомодации и укажите, как она измеряется. Укажите ее ограничения и опишите такие аккомодационные или рефракционные аномалии, как пресбиопия, гиперметропия и миопия. Каково происхождение миопии? Приведите доказательства того, что миопия, по крайней мере отчасти, может быть результатом воздействия внешних факторов.

8. Опишите аберрации хрусталика и астигматизм. Каковы негативные последствия этих явлений для способности хрусталика формировать правильное и четкое изображение?
9. Опишите условия освещения и когнитивные задания, влияющие на подвижность зрачка. Какие особенности сигнала способны вызывать сужение и расширение зрачка?
10. Почему мы не «видим» темноты каждый раз, когда моргаем? Какова связь между морганием и вниманием? Между морганием и усвоением информации?
11. Опишите основные связи между глазом и мозг ёом, включая взаимодействие нейронных трактов в зрительном перекресте (хиазме), ЛКТ и зрительные проекции на затылочную долю мозга.
12. Объясните, каким образом правое поле зрения оказывается представленным в левом полушарии, а левое — в правом. Проследите связи между проекциями поля зрения на сетчатку и проекциями сетчатки на затылочную долю.
13. Какое значение для зрения имеют рецептивные поля? Опишите разницу между рецептивными полями сетчатки и ЛКТ. Что такое ганглиозные *P*- и *M*-клетки сетчатки? Что такое парвоцеллюлярные и магноцеллюлярные клетки ЛКТ? Дайте им сравнительную характеристику.
14. Опишите кортикальные клетки разных типов (простые, сложные и гиперсложные). Чем отличаются друг от друга их рецептивные поля и как они возбуждаются? Что такое ориентационные колонки и макроколонки зрительной коры?
15. Опишите функциональную архитектуру зрительной коры, включая ориентационные колонки и макроколонки. В чем проявляется функциональность кортикального увеличения?
16. Опишите различные стимулы, эффективные с точки зрения возбуждения рецептивных полей клеток зрительной коры. Рассмотрите возможность существования определенных клеток для распознавания конкретных признаков. Какую роль в обнаружении признаков играют разные участки височной доли?

ГЛАВА 4

Фундаментальные зрительные функции и явления

Предыдущая глава была посвящена преимущественно визуальным стимулам и тем средствам, с помощью которых зрительная система превращает свет в нейронную информацию. В данной главе мы продолжим эту дискуссию, обратив основное внимание на некоторые свойства и процессы, имеющие принципиальное значение и делающие зрительную систему более эффективной, для чего рассмотрим, чем колбочковое зрение отличается от палочкового, и расскажем о том, в каких условиях каждое из них наиболее эффективно. В частности, мы расскажем о тех формах стимулирования, которые оказывают существенное влияние на палочковое и колбочковое зрение, обратив основное внимание на перцептивные и психологические последствия пребывания в условиях хорошей и плохой освещенности и на различные факторы, влияющие на пороговые значения визуальных стимулов, в частности на величину стимулируемой поверхности сетчатки; кроме того, будет рассмотрен вопрос о том, какое влияние на обнаружение световых стимулов оказывают их интенсивность, продолжительность, длина волны и перемещение. Затем мы обсудим остроту зрения, расскажем о способах ее измерения и о некоторых основных факторах, влияющих на ее повышение или снижение. Следующий раздел будет посвящен основным типам движений глаз и роли этих движений в выполнении зрительной системой ее основных функций и таких действий, в которых зрение имеет решающее значение, например чтение. Затем мы рассмотрим некоторые факторы временно́го характера, которые, вмешиваясь в зрительные процессы, могут облегчать или осложнять их протекание и искажать восприятие. Речь пойдет об эффекте маскировки, о стойкости (инерции) визуального ощущения и об эффектах последействия. Глава завершится обсуждением зрительных систем двух типов, для каждой из которых характерны определенные собственные нейронные связи между сетчаткой и мозгом — первичной, фокусной, системы обнаружения объектов и вторичной, пространственной, предназначенной для определения их местоположения. При этом мы кратко расскажем и о таком явлении, как слепозрение, которое заключается в том, что некоторые люди, фокусная система которых совершенно не функционирует, все же способны определять положение предметов в пространстве.

Скотопическое и фотопическое зрение

В предыдущей главе мы рассказали о том, чем палочки отличаются от колбочек с точки зрения их анатомии, положения и плотности распределения на сетчатке и нейронных связей. Некоторые из этих отличий проявляются в их функциональных свойствах. Зрение, основную роль в котором играют колбочки (колбочковое зрение), называется **фотопическим зрением** (от греческих слов *phot*, что значит «свет», и *optos* — видеть), а палочковое зрение — **скотопическим зрением** (от греческого слова *skotos*, что значит «темнота»). Сведения о свойствах палочек и колбочек обобщены в табл. 4.1. Некоторые из этих свойств были описаны в предыдущей главе, другие будут описаны ниже.

Таблица 4.1

Свойства фотопического (колбочкового) и скотопического (палочкового) зрения человека

	Фотопическое	**Скотопическое**
Рецептор	Колбочки (около 7 млн)	Палочки (около 125 млн)
Положение на сетчатке	Сконцентрированы в центральной ямке	Расположены на периферии сетчатки
Уровень светимости, необходимый для функционирования	Дневной свет	Ночной свет
Максимальная длина волны	550 нм	500 нм
Цветное зрение	Да	Нет
Темновая адаптация	Быстро (примерно 5 мин)	Медленно (примерно 30 мин)
Пространственное разрешение	Высокая острота, низкая чувствительность	Низкая острота, высокая чувствительность

Способность к адаптации свойственна палочкам и колбочкам сетчатки многих животных. Сетчатка животных, ведущих ночной образ жизни, состоит преимущественно из палочек, наилучшим образом приспособленных для ночного ви́дения. Следовательно, сетчатка типичных представителей этих видов скорее обеспечивает им *чувствительное*, а не острое зрение. В сетчатке животных, которые активны преимущественно в светлое время суток, напротив, либо преобладают колбочки (большинство видов птиц), благодаря чему обеспечивается высокая *острота зрения*, либо присутствуют и палочки, и колбочки (приматы), и их зрение отличается как чувствительностью, так и остротой.

Обобщая изложенное выше, можно сказать, что при недостаточном освещении роль колбочкового, фотопического, зрения невелика и преобладает скотопическое зрение. В главе 3 уже отмечалось, что именно с этим мы сталкиваемся, глядя на ночное небо. Ночью слабая звезда видна лучше, если наш взгляд не направлен прямо на нее (астрономы называют это «боковым зрением»). Используя «боковое зрение», мы создаем такие условия, при которых изображение преимущественно попадает на чувствительные палочки периферии сетчатки, а не на центральную ямку, в которой сконцентрированы колбочки. Теперь мы переходим к рассмотрению визуальных последствий длительных периодов скотопического, или палочкового, зрения при слабом освещении.

Темновая адаптация

По своей реакции на общую освещенность колбочки и палочки принципиально отличаются друг от друга. Быстро перейдя из хорошо освещенного помещения туда, где освещение плохое или где темно (в аудиторию, в которой царит полумрак, или в кинозал), мы испытываем временную слепоту. Однако постепенно некоторые визуальные признаки окружающей обстановки становятся видимыми, и мы начинаем различать кое-какие детали. Иными словами, чувствительность нашего зрения постепенно повышается. Процесс привыкания к плохому освещению называется **темновой адаптацией.**

Точно так же, как пребывание в темноте увеличивает чувствительность сетчатки, пребывание на свету уменьшает ее. Этот процесс называется **световой адаптацией.** В самом начале действие света на адаптировавшийся к темноте глаз приводит к быстрому повышению порога чувствительности; это состояние продолжается недолго, и скорость повышения порога чувствительности постепенно уменьшается. Возврат к обычному порогу происходит за несколько минут. В некоторых случаях адаптация к свету оказывает заметное влияние на поведение. Когда адаптировавшаяся к темноте сетчатка неожиданно подвергается воздействию интенсивного освещения, как случается при выходе из темного помещения на яркий дневной свет, первое ощущение может быть весьма неприятным.

В следующем разделе мы опишем некоторые явления, связанные с темновой и световой адаптацией зрительной системы, а также с ее адаптацией к изменению освещенности, однако основное внимание будет уделено темновой адаптации.

Измерение темновой адаптации

Темновая адаптация может быть измерена следующим образом. Сначала испытуемый в течение короткого промежутка времени смотрит на ярко освещенную поверхность (обычно до достижения им определенной, контролируемой степени световой адаптации). При этом чувствительность испытуемого уменьшается, и тем самым создается точно регистрируемая точка отсчета времени, необходимого для его темновой адаптации. Затем выключают свет и через определенные промежутки времени определяют порог восприятия испытуемым светового стимула. Определенный участок сетчатки стимулируется раздражителем с определенной длиной волны, имеющим определенные продолжительность и интенсивность. По результатам такого эксперимента строится кривая зависимости минимального количества энергии, необходимого для достижения порога, от времени пребывания в темноте. Типичная кривая темновой адаптации представлена на рис. 4.1.

Кривая показывает, что увеличение времени пребывания в темноте (абсцисса) приводит к снижению порога (или к возрастанию чувствительности) (ордината).

Кривая адаптации к темноте, представленная на рис. 4.1, состоит из двух фрагментов: верхний относится к колбочкам, нижний – к палочкам. Эти фрагменты отражают разные стадии адаптации, скорость протекания которых различна. В начале адаптационного периода порог резко снижается и быстро достигает постоянного значения, что связано с увеличением чувствительности колбочек. Общее возрастание чувствительности зрения за счет колбочек значительно уступает возрастанию чувствительности за счет палочек, и темновая адаптация наступает за

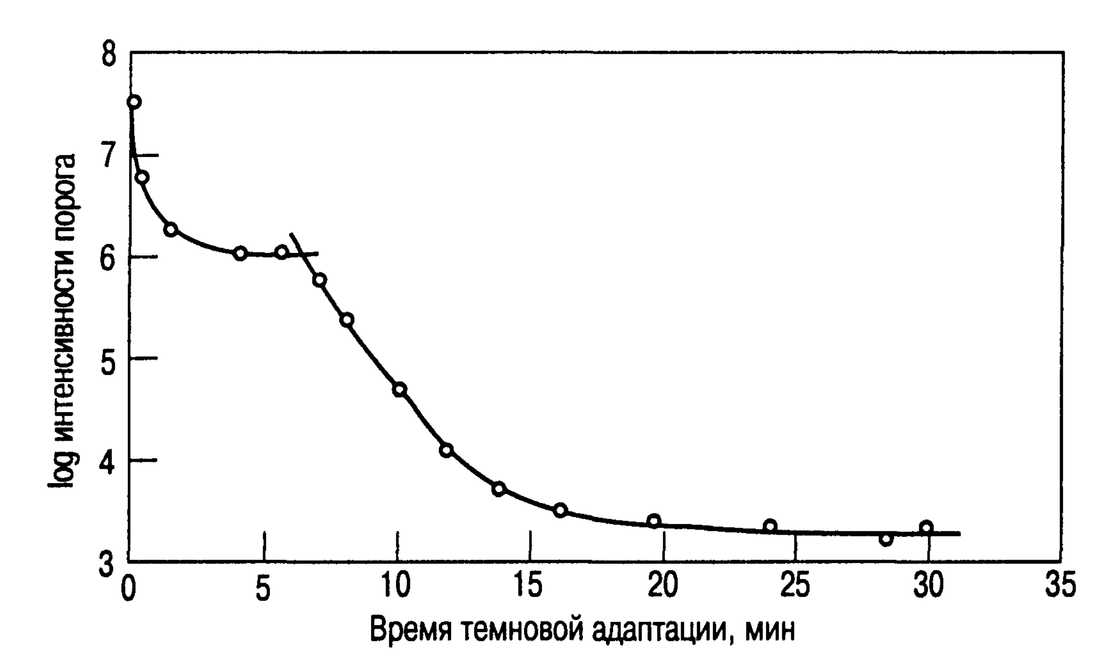


Рис. 4.1. Зависимость величины зрительного порога от времени темновой адаптации. Верхняя часть кривой – колбочковое зрение, нижняя часть – палочковое зрение. (*Источник*: Hecht & Shlaer, 1938)

5–10 мин пребывания в темном помещении. Нижний фрагмент кривой рис. 4.1 описывает темновую адаптацию палочкового зрения. Рост чувствительности палочек наступает после 20–30-минутного пребывания в темноте. Это значит, что в результате примерно получасовой адаптации к темноте глаз становится примерно в тысячу раз более чувствительным, чем был в начале адаптации. Однако хотя увеличение чувствительности в результате темновой адаптации, как правило, происходит постепенно и для завершения этого процесса требуется время, даже весьма непродолжительное воздействие света может прервать его.

Экспериментальное подтверждение

Световая и темновая адаптация

Рассмотрим пример, который не только подтверждает то, что результаты темновой адаптации можно очень быстро свести на нет, но и показывает, чем темновая адаптация отличается от световой. Проведите в относительно темной комнате 20–30 мин или столько времени, сколько нужно, чтобы ваши глаза полностью адаптировались к темноте. В результате этого чувствительность вашего зрения станет высокой и вы сможете ясно увидеть даже самый слабый свет. Плотно закройте один глаз так, чтобы он ничего не видел, и на пару секунд включите яркий свет. Смотрите на него только незакрытым глазом (при этом он претерпевает световую адаптацию). Быстро выключите свет и сравните зрение обоих глаз, поочередно открывая сначала один, а затем – второй. Тот глаз, который был закрыт, пока горел свет, сохранил свою чувствительность, а тот, который адаптировался к свету, – ничего не видит. Следовательно, то, на достижение чего понадобилось около получаса (т. е. темновая адаптация), было полностью уничтожено в те секунды, когда проходила световая адаптация.

Благодаря тому что день сменяется ночью постепенно, мы, как правило, не задумываемся над тем, как происходит темновая адаптация. Бассу (Buss, 1973) принадлежит следующее высказывание о том периоде времени, которое, как правило, требуется для этого:

Поначалу кажется, что животные плохо приспособлены к темновой адаптации, коль скоро для завершения этого процесса требуется полчаса. Животное, лишенное воз-

можности нормально видеть, при таких условиях непременно стало бы добычей для других животных, но . быстрый переход от света к темноте происходит преимущественно в технократической цивилизации В природных условиях мгновенный переход от света к темноте происходит только тогда, когда животное попадает в пещеру, а большинство животных избегает пещер Естественный переход от света к темноте занимает примерно 20 мин — это время сумерек между заходом солнца и наступлением ночи, и оно соответствует периоду, необходимому для полного завершения темновой адаптации (р. 196–197)

Фотохимический процесс, лежащий в основе темновой адаптации

Адаптация к темноте сопровождается протеканием в палочках сложных химических превращений. В палочках большинства позвоночных содержится светопоглощающий фотопигмент **родопсин**: первая стадия реакции на свет характеризуется его стимулированием. Родопсин был открыт в Римском университете Францем Боллом (1876), который выделил его из палочки сетчатки лягушки. Свое название родопсин получил за ярко-красный цвет (по-гречески *rhodon* — означает «розовый», а *opsis* — зрение). Строение и химические свойства родопсина были изучены Джорджем Уолдом (Wald, 1950, 1959), который за это и за общий вклад в фотохимию цветового зрения был в 1967 г. удостоен Нобелевской премии по физиологии и медицине.

Родопсин — нестойкое соединение, разрушающееся или *обесцвечивающееся* под воздействием света. (Процесс разрушения родопсина называется обесцвечиванием, потому что при этом цвет пигмента постепенно изменяется от красного до розового, после чего пигмент становится бесцветным. Процесс, происходящий с родопсином под воздействием света, называется *изомеризацией*.) В темноте родопсин регенерируется.

Регенерация родопсина — основной процесс, лежащий в основе темновой адаптации палочек. Многостадийный цикл обесцвечивания и следующей за ним регенерации родопсина, происходящий под воздействием света, схематически представлен на рис. 4.2.

Под воздействием света родопсин обесцвечивается и превращается в *ретиналь*, желтый растительный пигмент, присутствующий во всех фоторецепторах, и *опсин* — бесцветный белок. При дальнейшем обесцвечивании ретиналь превращается в ретинол — одну из форм витамина А. На восстановительной стадии цикла,

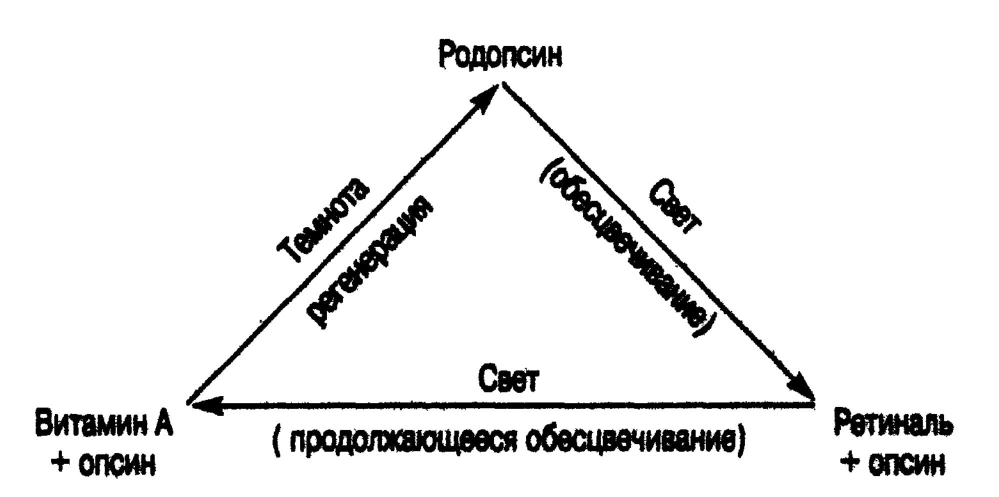


Рис. 4.2. Упрощенная схема фотохимического цикла, лежащего в основе темновой адаптации. Превращение родопсина в ретиналь и опсин — многостадийный химический процесс

когда глаз находится в темноте, витамин А взаимодействует с опсином, снова образуя родопсин. Таким образом устанавливается равновесие между разложением родопсина под влиянием света и его последующей регенерацией в темноте (синтезом из витамина А и опсина).

Куриная слепота. Поскольку для синтеза родопсина необходим витамин А, недостаток последнего существенно влияет на темновую адаптацию. Критическая нехватка витамина А в пище может стать причиной серьезного нарушения ночного и сумеречного зрения, называемого **куриной слепотой, или никталопией.** Доказано, что систематическая нехватка витамина А может вызвать серьезную патологию сетчатки. Так, чувствительность сетчатки крыс (сетчатка крыс состоит преимущественно из палочек), в рационе которых в течение восьми недель отсутствовал витамин А, понизилась настолько, что для нейронной реакции требовалось в 1000 раз больше света. При продолжающемся дефиците витамина А повреждение сетчатки становилось необратимым, палочки деградировали и крысы слепли (Dowling & Wald, 1960; Dowling, 1966).

Нейронная основа темновой адаптации. Помимо изменения концентрации родопсина на темновую адаптацию влияют и другие факторы (Schnarf & Baylor, 1987; Wang et al., 1994). В известных пределах чувствительность зрения может изменяться и при практически постоянной концентрации родопсина. Более того, цикл, включающий обесцвечивание и регенерацию родопсина, протекает медленнее, чем происходят изменения порога и чувствительности (Baker, 1953). Наряду с описанными выше фотохимическими превращениями на изменения порога и чувствительности в ходе адаптации влияют также и нейронные процессы. Так, в соответствии с данными Маклеода и его коллег, возрастание зрительного порога и корректировка чувствительности, происходящие в результате обесцвечивания родопсина, не связаны непосредственно с самими палочками (MacLeod, Chen & Crognale, 1989). По мнению этих авторов, адаптация происходит при участии следующего (более высокого) нейронного уровня (возможно, биполярных клеток, на которые поступают сигналы от многих палочек). (Вспомните, что в главе 3 мы говорили о суммации сигналов как о главной нейрофизиологической особенности палочек.) В соответствии с этой точкой зрения, каждая освещенная и обесцвеченная палочка направляет сигнал некоему нейронному «адаптационному пулу», который в дальнейшем регулирует чувствительность большой группы палочек. Подобное предположение означает, что адаптация — не одностадийный процесс. Однако эти нейронные процессы еще недостаточно изучены. Мы полагаем, что адаптация, скорее всего, является результатом как фотохимических, так и нейронных процессов (см. Pugh, 1988).

Итак, в том, что касается темновой адаптации, между колбочками и палочками есть несколько важных функциональных отличий. Темновая адаптация колбочек происходит быстрее, чем темновая адаптация палочек, но они значительно менее чувствительны. Адаптируясь к темноте сравнительно медленно, палочки, тем не менее, при плохом освещении значительно более чувствительны, чем колбочки. Между палочками и колбочками есть еще одно важное различие, которое связано не только с общими условиями освещенности, но и с *длиной световой волны.*

Спектральная чувствительность и эффект Пуркинье

Чувствительность палочек и колбочек к разным волнам видимой части спектра различна. Волны разной длины по-разному влияют на фоторецепторы глаза, и эта разница весьма заметна, что иллюстрируется рис. 4.3, на котором представлены **кривые спектрального порога,** отражающие зависимость величины порога от длины волны.

Это сложная функциональная зависимость, поскольку пороговый уровень — количество лучистой энергии, необходимое для обнаружения света с определенной длиной волны, зависит от адаптированности глаза и от того, какие именно рецепторы стимулируются. Пороговые значения для фотопического зрения, представленные на верхней кривой, получены при условиях, соответствующих адаптированности глаза к такому сравнительно интенсивному стимулу, как дневной свет. Они несколько выше пороговых значений для скотопического зрения адаптировавшегося к темноте глаза (нижняя кривая). Сравнив цифры, мы увидим, что длина волны, соответствующая самому низкому порогу для фотопического зрения, составляет примерно 550 нм (что соответствует сине-зеленому цвету), а самому низкому порогу для скотопического зрения соответствует интервал, равный примерно 500 нм. (Вспомните, что скотопическое — палочковое — зрение не цветовое.)

Вспомните также, что между величиной порога и чувствительностью существует обратная зависимость. Это значит, что можно графически выразить зависимость разницы между чувствительностью фотопического и скотопического зрения к свету определенной волновой длины и обратной величиной порога, т. е. построить **кривые спектральной чувствительности** (рис. 4.4).

Как показывают кривые рис. 4.4, пик чувствительности колбочек приходится на более короткие волны, чем пик чувствительности палочек (у первых это волны,

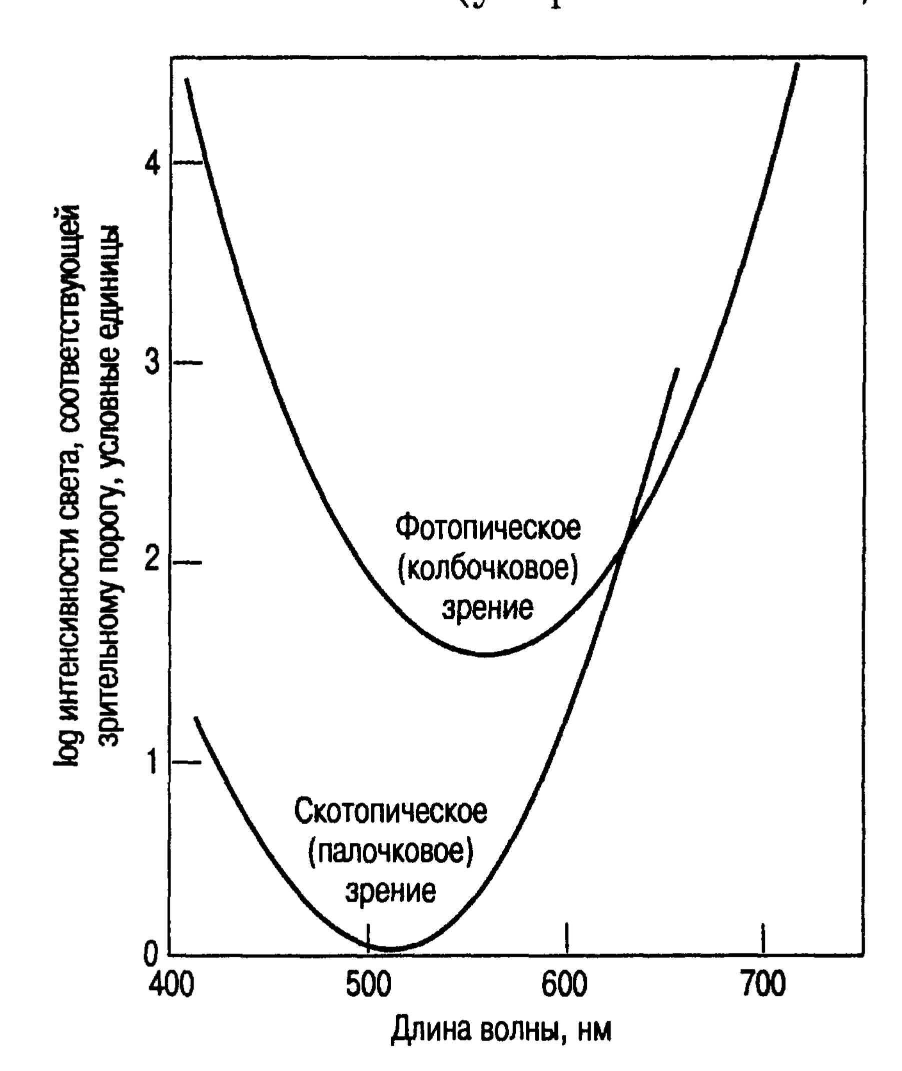


Рис. 4.3. Спектральный порог

Кривые, показывающие зависимость относительного количества света, необходимого для достижения порога, от длины волны. Палочки требуют меньше лучистой энергии, чем колбочки, для достижения зрительного порога при использовании волн, имеющих разную длину, за исключением очень длинных (примерно 650 нм и более), а порог фотопического (колбочкового) зрения – несколько ниже (т. е. оно несколько более чувствительное, см рис. 4.4). Вертикальный отрезок между двумя кривыми – бесцветный фотохроматический интервал.
(*Источник*: Wald, 1945; Chapanis, 1949, p. 12)

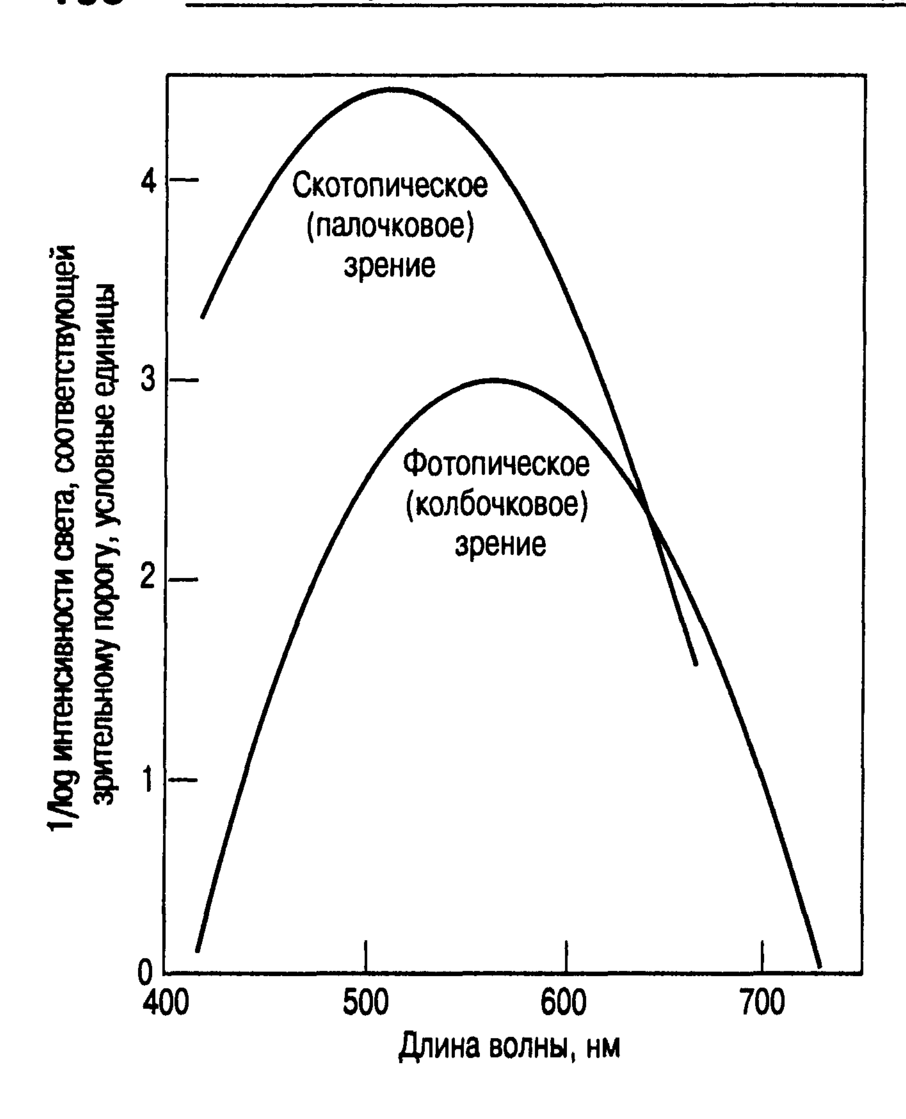


Рис. 4.4. Кривые спектральной чувствительности
Для иллюстрации чувствительности фотопического и скотопического зрения к свету с разной длиной волны на ординате отложены величины, обратные пороговым значениям. Как показано на рисунке, скотопическое (палочковое) зрение более чувствительно, чем фотопическое (колбочковое), для света со всеми длинами волн вплоть до длины волны, равной примерно 650 нм

длина которых примерно 500 нм, у вторых — 550 нм). Эта разница между чувствительностью палочек и колбочек к свету с разными длинами волн приводит к тому, что в процессе темновой адаптации, по мере того как зрение от фотопического сдвигается в сторону скотопического, оно становится более чувствительным к коротковолновому свету. С точки зрения восприятия это значит, что свет с определенной длиной волны будет казаться ярче других, а какой именно свет покажется более ярким, зависит от того, какое зрение «работает» — фотопическое или скотопическое.

Восприятие цветов или оттенков становится возможным только тогда, когда уровень освещенности достаточен для активации фотопического зрения (и колбочек). Когда зрительное стимулирование достигает только скотопических уровней, т. е. когда стимулируются исключительно палочки, слабый свет виден, но он бесцветен. Иными словами, волны разной длины воспринимаются как серые (см. рис. 4.3). Бесцветный интервал лучистой энергии, характеризующейся определенной длиной волны, — интервал между восприятием одного только света и различением цветов, — это расстояние между пороговыми кривыми для скотопического и фотопического зрения. Он называется *фотохроматическим интервалом*. Самый широкий бесцветный интервал — в коротковолновой части спектра, самый узкий — в длинноволновой, когда и палочки, и колбочки относительно нечувствительны. Как следует из данных рис. 4.4, в длинноволновой части спектра (длина волны 650 нм и более) колбочки немного более чувствительны, чем палочки (Cornsweet, 1970; Wald, 1945). Это значит, что если слабый свет (длина волны 650 нм и более) достаточно интенсивен для того, чтобы его вообще можно было увидеть, он воспринимается как цветной (т. е. как красный). Иными словами, если пороговая интенсивность света с длиной волны около 650 нм такова, что он способен стиму-

лировать палочки, значит, он способен и к стимуляции колбочек (которые участвуют в восприятии цвета). Вследствие нечувствительности палочек к длинноволновому свету стимулирование светом, длина волны которого превышает 650 нм, может вообще не вызвать никакой реакции с их стороны.

Эффект Пуркинье. Представленные выше данные о спектральной чувствительности помогают объяснить, почему при уменьшении интенсивности света, вызывающей переход от фотопического зрения к скотопическому и восприятие всех «цветов» исключительно как разных оттенков серого, изменяется относительная яркость поверхностей, окрашенных в разные цвета. Например, две одинаково освещенные поверхности — красная и зеленая — при дневном свете (т. е. при «фотопических условиях») кажутся одинаково яркими, а при недостаточном освещении (т. е. при «скотопических условиях») красная поверхность будет казаться темнее зеленой. Переход от фотопической чувствительности к скотопической называется **эффектом Пуркинье** по имени (Иоганнеса) Яна Эвангелиста фон Пуркинье, чешского физиолога, описавшего это явление в 1825 г.

Экспериментальное подтверждение

Эффект Пуркинье

Эффект Пуркинье можно испытать, если воспользоваться рис. 11 на цветной вкладке. Найдите помещение, общую освещенность которого можно уменьшать постепенно. Посмотрите на рис. 11 при нормальном освещении: красная полоса покажется вам более яркой, чем сине-зеленый фон. Продолжая рассматривать рисунок, медленно уменьшайте освещенность. Вы увидите, как цвета постепенно блекнут. Достигнув низкого уровня освещенности, вы увидите, что красная полоса станет темнее окружающего ее сине-зеленого фона. Не исключено, что красная полоса покажется вам черной, а фон — серым. Именно в этой точке произошел переход вашего зрения от фотопического (колбочки) к скотопическому (палочки).

Открытие Пуркинье основано на его собственных наблюдениях над окружавшими его предметами. Он заметил, что яркость голубых и красных дорожных знаков в разное время суток разная: днем обе краски одинаково яркие, а на закате голубая кажется более яркой, чем красная. То, что наблюдал Пуркинье, на самом деле было результатом изменения восприятия яркости световых лучей с разной длиной волны, вызванным переходом от фотопического к скотопическому зрению: при слабом освещении, в условиях, когда «работает» палочковое зрение, зрительная система становится более чувствительной к коротковолновому свету, чем к длинноволновому (см. рис. 4.4), вследствие чего при плохом освещении коротковолновый свет кажется *ярче* длинноволнового. Таким образом, за счет того, что при наступлении сумерек начинает «работать» фотопическое зрение, мы вначале воспринимаем длинноволновый «красный» свет как относительно более яркий по сравнению с коротковолновым «зеленым», но по мере наступления темноты и возрастания роли скотопического зрения, изначально красноватые тона начинают казаться более темно-серыми, чем зеленые. При наступлении глубоких сумерек красноватые тона кажутся черными. Поскольку скотопическое зрение — бесцветное и все «цвета» кажутся только разными оттенками серого, при уменьшении освещенности то, что при дневном свете было зеленым, становится серебристо-серым,

а то, что при дневном свете было красным, — серебристо-черным. Следовательно, прав был английский драматург Джон Хейвуд, написавший в 1546 г.: «При погашенных свечах все кошки серые».

Красный свет и темновая адаптация. Длина волны света, используемого для предварительной «обработки» глаз того, чью темновую адаптацию предстоит изучить, имеет определенные практические последствия. Если для этой цели используется свет, характеризующийся определенной длиной волны (650 нм или более, воспринимаемый как красный), после его выключения темновая адаптация наступает быстрее, чем при использовании света с другой длиной волны. Причина заключается в том, что в качестве фоторецепторов палочки относительно нечувствительны к длинноволновому свету, вследствие чего мало влияют на световую адаптацию.

На этом наблюдении основана одна интересная практическая рекомендация. Если человеку предстоит быстрый переход из хорошо освещенного помещения в темное, темновую адаптацию можно начать заранее, еще находясь в освещенном помещении, для чего нужно надеть защитные очки с красными стеклами, пропускающими только длинноволновый свет. В качестве подготовки к ночному зрению предварительная адаптация с помощью длинноволнового (красного) света почти столь же эффективна, как пребывание в темноте.

Красные защитные очки исполняют несколько функций. Как любой подобный фильтр, они уменьшают количество света, попадающего в глаза, в результате чего глаза адаптируются к меньшей освещенности. Однако более важно то, что красные стекла пропускают только длинноволновый красный свет, к которому палочки особенно нечувствительны. Хотя и колбочки тоже относительно нечувствительны к длинноволновому красному свету, при достаточной интенсивности последнего они все же будут функционировать в то самое время, когда еще менее чувствительные палочки претерпевают темновую адаптацию. Иными словами, красный свет стимулирует только колбочки. Следовательно, когда в темноте человек снимает очки, начинают адаптироваться только колбочки и темновая адаптация происходит быстрее (см. верхнюю кривую рис. 4.1).

Пределы базовых зрительных функций

Абсолютный порог

При оптимальных условиях тестирования минимальное количество света, необходимое для того, чтобы вызвать зрительное ощущение — абсолютный порог, — чрезвычайно мало. Классические исследования по экспериментальному определению порога принадлежат Хехту, Шлаеру и Пиренну (Hecht, Shlaer & Pirenne, 1941, 1942). Они описали несколько исключительно интересных способов определения порога при максимальной чувствительности зрения — например, тестирование наиболее чувствительного участка адаптированной к темноте сетчатки светом с такой длиной волны, к которой он наиболее чувствителен. Они выяснили, что абсолютный порог лежит в интервале 5–14 квантов. (В единицах светимости абсолютный порог равен 0,000001 мЛ.) Они также показали, что при оптимальных

условиях для активации одной палочки достаточно одного кванта световой энергии. Хотя эти величины и получены расчетным путем и относятся только к теоретически возможной максимальной чувствительности, они безусловно свидетельствуют о том, что человеческий глаз является поразительно чувствительным детектором света. Действительно, складывается такое впечатление, что предельная возможность порогового зрения определяется физической природой света. А это значит, что если бы глаз был значительно более чувствительным, при определенных условиях свет воспринимался бы не как непрерывное волновое явление, а как дискретная энергия, выделяющаяся квантами — фотонами.

Факторы, влияющие на абсолютный порог

Помимо интенсивности стимула на абсолютный порог зрения оказывают влияние и другие факторы: площадь стимулируемой поверхности сетчатки, продолжительность светового стимула и его волновая длина, а также особенности того участка сетчатки, на который попадает проекция стимула.

Площадь стимулируемого участка сетчатки: закон Рикко. Вероятность обнаружения стимулов, или пороговой реакции относительно небольших зрительных участков в центре сетчатки, может быть увеличена за счет увеличения либо интенсивности стимула, либо площади стимулируемого участка. Известно правило, в соответствии с которым связь между площадью стимулируемого участка и интенсивностью стимула такова: в определенных пределах вероятность обнаружения всех стимулов одинаковой интенсивности, стимулирующих один и тот же участок сетчатки, одинакова. Этот постулат, называемый **законом Рикко**, имеет следующее математическое выражение:

$$A \times I = C,$$

где A — площадь участка сетчатки, I — интенсивность стимула, а C — постоянная, равная величине порога. В общем виде закон Рикко гласит: при уменьшении интенсивности стимула постоянство величины порога обеспечивается увеличением площади стимулируемого участка и наоборот. Чтобы стимул можно было обнаружить при уменьшении его интенсивности, нужно увеличить стимулируемую площадь, а если уменьшается площадь, следует увеличить интенсивность. К этому выводу можно прийти и логическим путем, ибо достаточно очевидно, что одинаковые произведения площади и интенсивности соответствуют одинаковым количествам световой энергии.

Что же касается периферии сетчатки, занимающей значительную ее часть, то увеличение стимулирования этой области не отражается на величине порога: для нее порог зависит исключительно от интенсивности, т. е. $I = C$. Таким образом, нет единого закона, применимого для всех участков сетчатки.

Продолжительность стимула: закон Блоха. В определенных пределах со временем наступает и некоторая суммация стимулов. Для сравнительно коротких промежутков времени (около 100 мс или менее) между интенсивностью стимула и временем существует обратная зависимость (при постоянном значении порога). Это значит, что менее интенсивный свет, действующий в течение относительно продолжительного времени, или более интенсивный свет, действующий в течение сравнительно непродолжительного времени, могут оказать одно и то же влияние.

Следовательно, в определенных условиях стимулы, имеющие равные произведения интенсивности и времени, одинаково распознаваемы. Этот постулат известен как **закон Блоха** (иногда его также называют **законом Бунзена–Роско**). Если I – интенсивность, C — величина порога, а T — продолжительность стимулирования, то $T \times I = C$. Связь между интенсивностью и продолжительностью, описываемая законом Блоха, лучше всего проявляется при стимулировании периферии сетчатки (на которой доминирует нейронная конвергенция палочек). Продолжительность дающего эффект стимулирования — примерно 100 мс. Однако при более продолжительном стимулировании порог определяется исключительно интенсивностью стимула. Разумеется, обратная зависимость между интенсивностью и временем стимулирования ограничена, в противном случае можно было бы использовать стимулы, имеющие ничтожно малую интенсивность, лишь бы время их действия было достаточно продолжительным.

С практической точки зрения связь между продолжительностью и интенсивностью (для относительно короткого периода времени) позволяет нам при разном освещении делать вполне похожие фотографии. Когда освещение плохое, надлежащая экспозиция пленки требует более продолжительной выдержки. Если же освещение хорошее — как бывает днем или при использовании вспышки, время выдержки может быть существенно уменьшено. Важно помнить о том, что время экспозиции пленки определяется освещенностью: при хорошем освещении оно уменьшается, при плохом — увеличивается.

Положение на сетчатке и **длина волны.** В данном контексте следует напомнить о двух упомянутых выше соображениях. Как показывают представленные на рис. 4.3 кривые спектрального порога, абсолютный порог зависит от того, к какому классу относятся стимулируемые фоторецепторы. Фотопическое зрение, в котором основную роль играет богатая колбочками центральная ямка, имеет значительно более высокий порог (т. е. оно менее чувствительно), чем скотопическое зрение периферической сетчатки, содержащей палочки. В общем, глаз наиболее чувствителен тогда, когда свет попадает на участок сетчатки с максимальной плотностью палочек.

Форма кривых на рис. 4.3 свидетельствуют также и о том, что лучистая энергия, принадлежащая к разным участкам спектра, по-разному влияет на абсолютный порог фотопического и скотопического зрения. Абсолютный порог зависит от длины волны. Как уже отмечалось выше при обсуждении эффекта Пуркинье, самый низкий абсолютный порог скотопического зрения соответствует длине волны, равной примерно 500 нм, а самый низкий порог фотопического зрения — длине волны около 550 нм.

Восприятие непрерывности светового потока при прерывистом освещении: КЧМ

При определенных условиях прерывистый свет может восприниматься как непрерывный. Свет, испускаемый многими такими широко известными источниками света, как, например, люминесцентные лампы, телевизионные экраны, кинопроекторы, воспринимается нами как непрерывный и стабильный, хотя на самом деле это постоянно прерывающийся световой поток. Так, флюоресцентная лампа дает

вспышки 120 раз в секунду, а это значит, что 120 раз в секунду она включается и выключается. Однако этого никто не замечает: если прерывистость света ритмична, он воспринимается как стабильный и непрерывный. Отчасти это происходит потому, что возникший зрительный образ сохраняется в течение какого-то времени после того, как физический стимул исчезает.

Минимальная частота вспышек источника света, при которой свет перестает восприниматься как видимая последовательность отдельных вспышек и начинает восприниматься как непрерывный поток, называется **критической частотой мельканий (КЧМ)**. (Иногда вместо этого термина используется термин, предназначенный для обозначения функционально эквивалентного явления, — **критическая частота слияния мельканий**.) Иными словами, КЧМ — это граница между восприятием мельканий и их слияний.

В общем виде, чем интенсивнее источник прерывистого, или флуктуирующего, света, тем легче обнаружить «прерывистость» последнего и тем выше должна быть частота мельканий, чтобы они перестали восприниматься. Напротив, эффект слабых вспышек сохраняется дольше, вследствие чего они сливаются при сравнительно невысокой частоте. Способность обнаруживать флуктуации увеличивается при увеличении площади мелькающего дисплея и стимулируемого им участка сетчатки. Нередко мы лучше замечаем порядочных размеров источник мелькающего света, если он стимулирует не центральную ямку, а периферию сетчатки. Вероятно, у вас самих была возможность убедиться в этом, когда вы «боковым зрением» (т. е. на самом краю поля зрения) замечали раздражающее «мигание» неисправной лампы дневного света. Когда же вы смотрели прямо на лампу, вы не замечали никаких вспышек.

Как уже отмечалось, чем интенсивнее стимул, тем большая частота необходима для достижения порога, при котором наступает очевидное слияние мельканий. Однако выше определенной частоты слияние перестает зависеть от интенсивности.

Острота

В предыдущей главе мы рассказали о некоторых анатомических основах остроты зрения. Сейчас же мы рассмотрим способы ее измерения. В широком смысле слова термин «острота зрения» относится к способности распознавать мелкие детали и отличать друг от друга разные участки поля зрения (рис. 4.5).

Известны пять основных типов остроты, каждый из которых связан с выполнением таких разных зрительных задач, как обнаружение, верньера[1] (или локализации), разрешение, распознавание и динамическая острота зрения.

Острота обнаружения связана с обнаружением объекта в поле зрения. Нередко возникает необходимость обнаружить небольшой объект определенной величины на более темном фоне.

Верньера, или острота локализации, — это способность определить, являются ли две линии, концы которых соприкасаются, продолжением друг друга или одна из них смещена относительно другой (рис. 4.6).

[1] В отечественной литературе, как правило, используется термин «локализация». — *Примеч. науч. ред.*

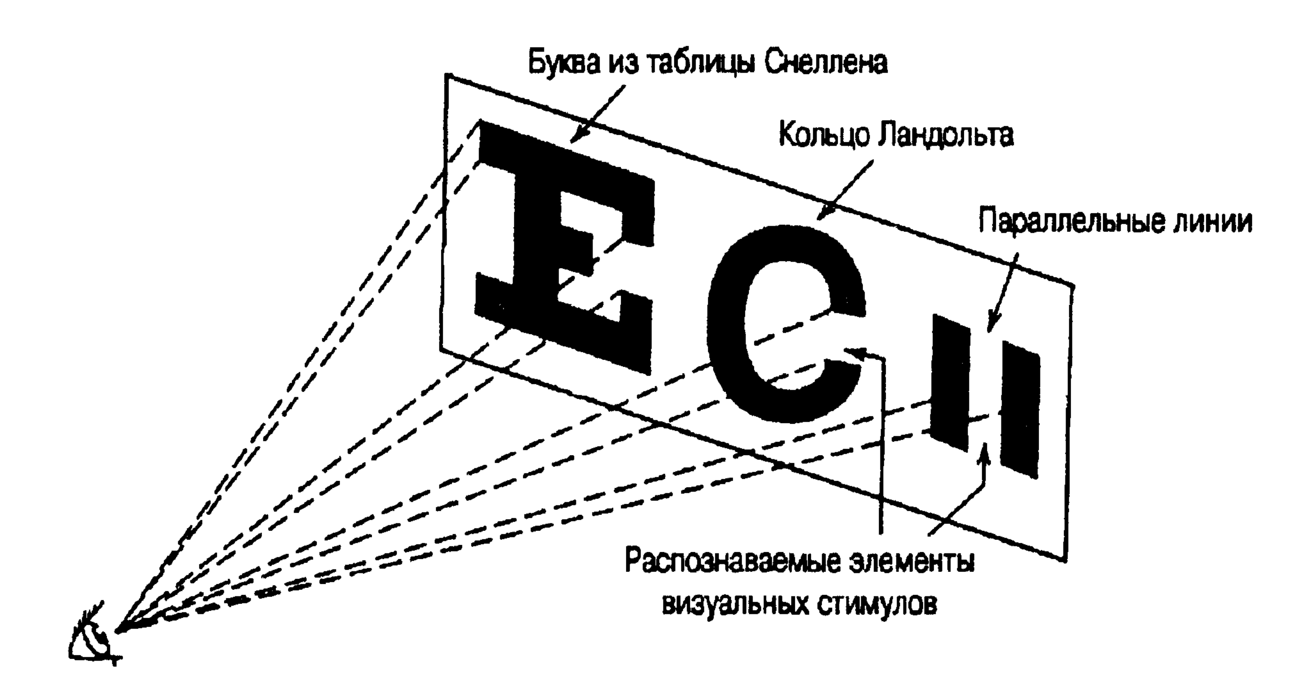


Рис. 4.5. Детали визуальных объектов, используемых при измерении остроты зрения

Идентификация элемента проверочной таблицы Снеллена. Буква из таблицы Снеллена, используемой при проверке остроты зрения; два других стимульных материала предназначены для оценки разрешающей способности зрения. Испытуемый должен указать, в каком месте кольца Ландольта находится разрыв и как ориентированы параллельные линии

Величина смещения может изменяться, и его минимальное значение, фиксируемое испытуемым, характеризует уровень остроты его зрения. В тех случаях, когда речь идет о совмещении двух точек или двух линий, как, например, при открывании сейфового (кодового) замка или при установке набора на шкале какого-либо прецизионного прибора, мы пользуемся остротой локализации, или остротой верньера (нониуса).

Острота разрешающей способности глаза — это способность воспринимать границу между дискретными (не связанными друг с другом) элементами узора (рис. 4.7).

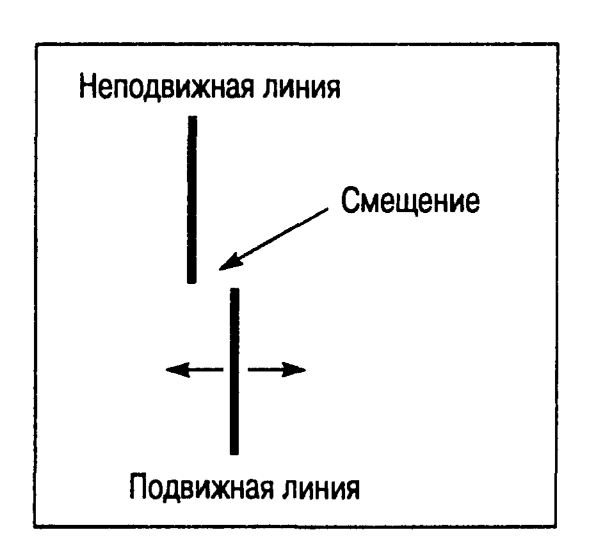


Рис. 4.6. Определение остроты настройки с помощью подвижной линии

Задание, которое получает испытуемый, заключается в определении смещения одной линии относительно другой

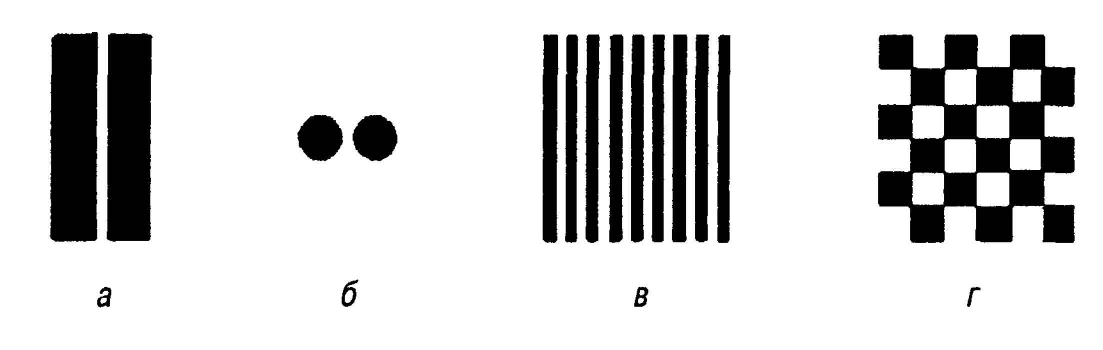


Рис. 4.7. Стимульный материал для определения разрешающей способности глаза

Задание заключается в обнаружении наличия или отсутствия разрывов между элементами узора. *а* – параллельные линии, *б* – две точки, *в* – решетка остроты зрения и *г* – шахматная доска. Наиболее часто используется узор решетки *в* с одинаковыми белыми и черными полосами. Испытуемому предъявляется набор решеток, отличающихся друг от друга шириной полос (от очень узких до широких), и острота его зрения определяется как угловой размер самой узкой из увиденных испытуемым полос

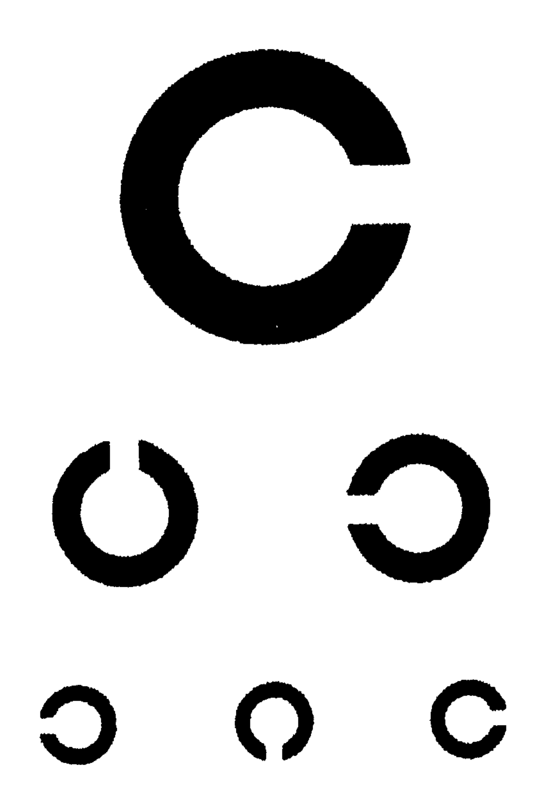


Рис. 4.8. Кольца Ландольта, используемые при измерении остроты разрешения

Толщина кольца равна одной пятой его наружного диаметра. Ширина разрыва также равна одной пятой наружного диаметра

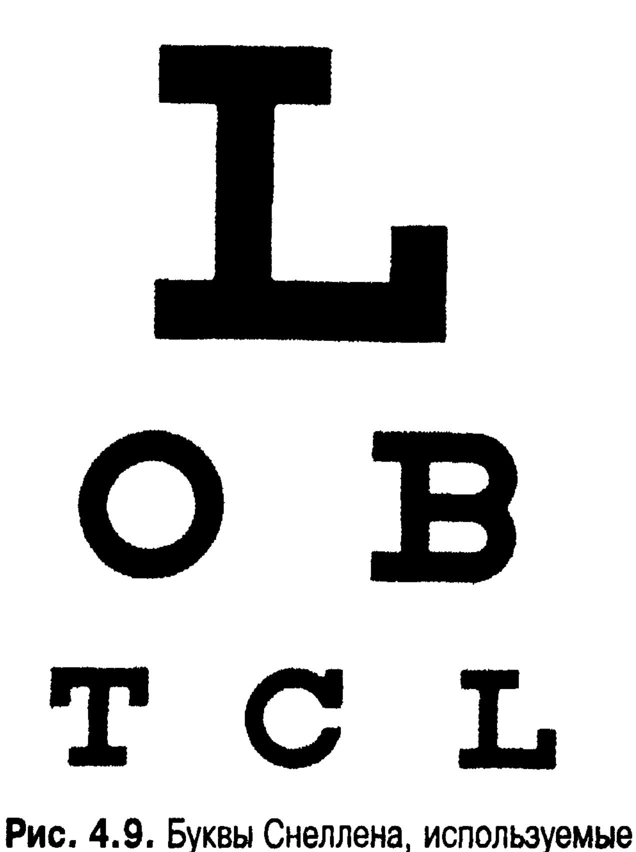


Рис. 4.9. Буквы Снеллена, используемые при определении остроты распознавания

Буквы образованы линиями, толщина которых равна одной пятой высоте или ширине всей буквы. Голландский офтальмолог Герман Снеллен создал свою таблицу для проверки зрения в 1862 г.

Так, испытуемому могут предложить определить, насколько отчетливо виден узор решетки и как он ориентирован — вертикально или горизонтально (рис. 4.7, *в*). По мере того как полосы становятся у́же и ближе примыкают друг к другу, начинает казаться, что дискретность линий, или ориентация узора решетки, постепенно исчезает. В качестве одного из инструмента тестирования остроты разрешения используются также и представленные на рис. 4.8 *кольца Ландольта* (Raasch et al., 1998). (Известен и более надежный способ измерения остроты разрешения с использованием узора решетки, называемый *контрастной чувствительностью*. Однако в связи с тем, что его описание требует знаний о зрительной системе, которых у читателей этой книги пока еще нет, мы расскажем о нем в главе 6.)

Острота распознавания является, возможно, самой знакомой из всех форм остроты зрения. При оценке остроты распознавания тестируемого просят назвать тест-объекты, используя для этой цели *буквы Снеллена* из известной многим про-

Таблица 4.2

Формы проявления остроты зрения и способы их определения

Острота	Способ определения
Обнаружения	Обнаружение наличия объекта
Точной настройки	Обнаружение смещения, расхождения
Разрешающей способности глаза	Обнаружение вместе или порознь отдельных элементов или промежутка между ними
Распознавания	Идентификация какого-либо предмета, например буквы
Динамическая	Обнаружение перемещающегося тест-объекта и определение его положения в пространстве

верочной таблицы, с помощью которой подбираются очки[1] (рис. 4.9). К вопросу об остроте распознавания и таблице для проверки зрения мы еще вернемся.

Динамическая острота характеризует способность обнаруживать движущийся стимул и следить за его перемещением. В отличие от рассмотренных выше статических форм остроты зрения, динамическая острота — величина переменная и изменяется в зависимости от скорости перемещения визуального стимула: по мере увеличения скорости перемещения визуального стимула она уменьшается. В табл. 4.2 обобщены данные о всех формах проявления остроты зрения.

Угол зрения

Теперь мы знаем, что есть несколько типов остроты зрения и что степень остроты каждого из них специфична. Например, острота детектирования выше, чем острота распознавания. Однако прежде чем продолжить сравнение разных форм проявления остроты зрения, мы расскажем о единственном общем для них всех параметре. Следует отметить, что возможность распознать визуальный стимул зависит как от величины последнего, так и от того, на каком расстоянии от наблюдателя он находится. Следовательно, нам необходим единый параметр, учитывающий и то и другое. Таким параметром является **угол зрения** — величина проекции стимула на сетчатке. Это обстоятельство, а также то, что угол зрения учитывает величину визуального стимула и его расстояние от наблюдателя, иллюстрируется рис. 4.10, *а*.

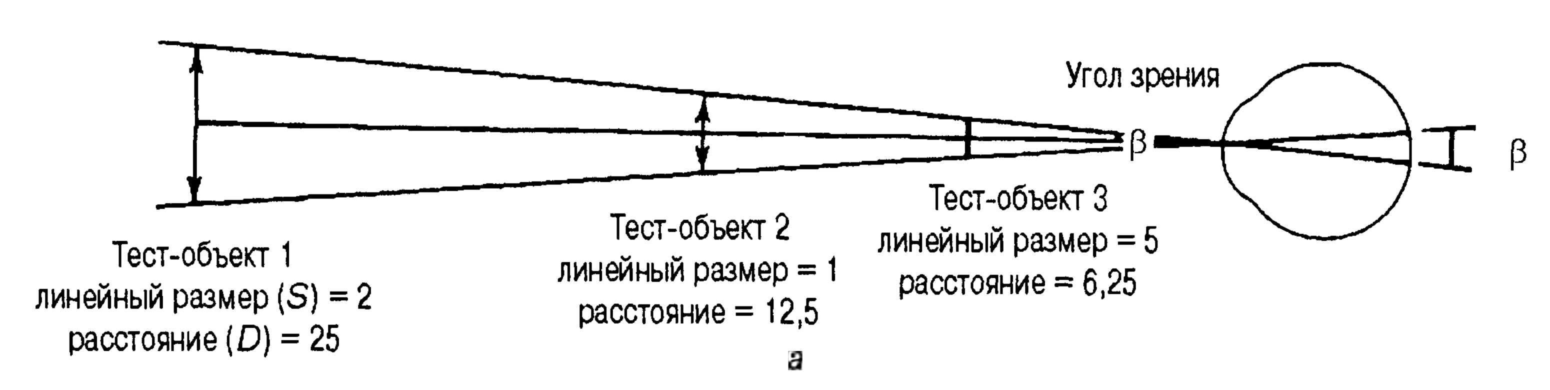


Рис. 4.10. Угол зрения

а – угол зрения *β* – угол, под которым рассматривается тест-объект 1, имеющий линейный размер *S* и лежащий на линии взгляда на расстоянии *D* от сетчатки. Обратите внимание на то, что для других тест-объектов (т. е. тест-объектов 2 и 3), находящихся на более близких расстояниях от сетчатки, чем тест-объект мишень 1, характерен тот же самый угол зрения, *β*.

б – расчет угла зрения. Зная линейный размер тест-объекта 1 *S* и его расстояние от сетчатки *D*, можно рассчитать угол зрения для него, воспользовавшись следующим уравнением:

$$\operatorname{tg}(\beta/2) = S/2D,$$

где $\operatorname{tg}(\beta/2)$ – тригонометрическая функция угла, равного половине угла зрения, *S* – линейный размер тест-объекта, а *D* – расстояние от тест-объекта до сетчатки. Это расстояние равно 25 единицам, а величина мишени в соответствии с ее положением на линии взгляда равна 2. Следовательно, тангенс угла $\beta/2$ равен $2/(2\times25)$, т. е. 0,04. Угол с тангенсом 0,04 равен 2°18'. Однако это всего лишь половина угла зрения *β*, следовательно, полный угол зрения для проекции тест-объекта на сетчатке в два раза больше, т. е. 4°36'. Формула $\operatorname{tg}(\beta/2) = S/2D$ применима во всех случаях, когда речь идет об угле зрения, не превышающем 10°

[1] В отечественной практике для этих целей обычно используют таблицу Головина—Сивцева. — *Примеч. науч. ред.*

Угол зрения измеряется в градусах (°), в минутах (') и в секундах ('') дуги. Соотношение между этими единицами таково: 1° = 60' (минутам), 1' = 60'' (секундам) и 1'' = 1/3600°. Рис. 4.10, *б* предлагает сравнительно простой способ расчета угла зрения, требующий некоторого знания тригонометрии и учитывающий линейные размеры тест-объектов и их расстояние от наблюдателя.

Тем же, кто хотел бы избежать применения тригонометрии, можно предложить другую единицу измерения угла зрения, основанную в буквальном смысле слова на общем «правиле большого пальца». Роберт О'Ши (O'Shea, 1991) рассчитал, что угол зрения, соответствующий ширине большого пальца средней величины (мужского или женского), находящегося на расстоянии вытянутой руки, составляет примерно 2°. Используя собственный большой палец в качестве измерительного инструмента, вы можете легко определить примерные углы зрения для таких удаленных объектов, как Луна (он равен 0,5° или 30'). Обратите также внимание и на то, что в соответствии с рис. 4.10 для тест-объектов 1–3 приводится один и тот же угол зрения, равный β. Следовательно, если тест-объекты, заметно отличающиеся друг от друга по размеру, расположены приемлемым образом (в смысле расстояния до наблюдателя), угол зрения для всех будет один и тот же.

Следовательно, одно из преимуществ использования такого параметра, как угол зрения, заключается в том, что при этом отпадает необходимость указывать *и* размер стимула, *и* расстояние от него до наблюдателя. Далее, поскольку угол зрения — одиночный параметр, уже «вобравший в себя» информацию о влиянии линейного размера тест-объекта и расстояния от него до наблюдателя, его можно использовать для сравнения разных типов остроты зрения. Например, если воспользоваться единицами, в которых измеряется угол зрения, для количественной оценки пяти типов остроты зрения, рассмотренных выше, то окажется, что углы зрения, при

Таблица 4.3

Угол зрения, связанный с некоторыми типичными объектами и элементами глаза

Буквенно-цифровое изображение на экране кинескопа	17'
Диаметр Солнца и Луны	30'
Прописная буква высотой примерно 1/6 дюйма при чтении на расстоянии, равном 40 см (примерно 16 дюймам)	13'
Монета в 25 центов на расстоянии вытянутой руки	2°
Ширина большого пальца на расстоянии вытянутой руки	2°
Монета в 25 центов на расстоянии 90 ярдов (примерно 82 мили)	1'
Монета в 25 центов на расстоянии 3 миль (примерно 5 км)	1''
Диаметр центральной ямки	1°
Диаметр рецептора центральной ямки	30''
Расположение внутреннего края слепого пятна	12° от центральной ямки
Величина слепого пятна	7,5° (по вертикали), 5° (по горизонтали)

Источники: T. N. Cornsweet. *Visual Perception* (New York: Academic Press, 1970); G. Westheimer. «The Eye as an Optical Instrument», в книге K. R. Bott, L. Kaufman & J. P. Thomas (Eds.). *Handbook of Perception and Human Performance:* Vol. 1. *Sensory Processes and Perception* (New York: Wiley, 1986); R. O' Shea. «Thumb's Rule Tested: Visual Angle of Thumb's Width is about 2°», *Perception,* 1991, *20,* 415–418.

которых они достигают оптимальных значений, примерно равны: острота обнаружения — 0,5" (Olzak & Thomas, 1986); острота точной настройки — 2" (Matin, 1986); острота разрешающей способности глаза и распознавания — 30". Динамическая острота зрения ниже статической остроты. По данным Шиффа (Schiff, 1980), если стимул перемещается со скоростью, равной 60° в секунду, динамическая острота зрения равна 1–2'. Углы зрения, связанные с некоторыми типичными объектами и особенностями строения глаза, представлены в табл. 4.3.

Острота распознавания и проверочная таблица Снеллена

Благодаря тому, что мы чаще сталкиваемся с остротой распознавания, мы и знаем о ней больше, чем о других формах проявления остроты зрения. И действительно, в клинической практике наиболее распространена оценка остроты распознавания, которую, как правило, измеряют с помощью известной таблицы, разработанной в 1862 г. Германом Снелленом (рис. 4.9). Стандартная таблица состоит из рядов последовательно уменьшающихся букв. Тестируемый называет самые маленькие буквы, которые может различить и прочесть правильно. Когда остроту распознавания определяют с помощью инструментальных методов, результаты конкретного испытуемого сравнивают с результатами среднестатистического человека, теоретически обладающего нормальным зрением. При этом результирующая величина представляет собой отношение расстояния, на котором данный конкретный наблюдатель правильно распознает ряд букв, к самому большому расстоянию, на котором гипотетический среднестатистический человек с нормальным зрением способен прочитать ту же строку. В соответствии с этим отношение 20/20 означает, что тестируемый на расстоянии, равном 20 футам, прочитал те же буквы, которые на том же расстоянии прочитал среднестатистический наблюдатель (20/20 = 1). Отношение 20/15 означает, что тестируемый на расстоянии, равном 20 футам, видит то, что среднестатистический наблюдатель видит на расстоянии, равном 15 футам, т. е. острота его зрения выше. Напротив, отношение 20/30 означает, что тестируемый прочел на расстоянии, равном 20 футам, то, что среднестатистический наблюдатель прочел на расстоянии, равном 30 футам, т. е. острота его зрения ниже. (Обратите внимание на то, что термин «легальная слепота» (*legal blindness*) применим к тем людям, которые имеют отношение 20/200 или менее.)

Острота зрения и положение на сетчатке

Наивысшей чувствительностью обладают те участки сетчатки, на которых плотность палочек максимальна. Что же касается остроты зрения, то она максимальна в тех случаях, когда изображение проецируется на центральную ямку, участок сетчатки, на котором плотность колбочек максимальна, и ухудшается, если стимулируются периферийные участки сетчатки. Зависимость остроты зрения человека от того, какой именно участок сетчатки стимулируется, графически представлена на рис. 4.11.

То, что острота зрения зависит от концентрации колбочек, становится очевидным, если сравнить кривую, представленную на рис. 4.11, с кривой распределения палочек и колбочек в сетчатке (см. рис. 3.11). По мере того как образ визуального стимула смещается от центральной ямки к периферии сетчатки, острота зрения быстро уменьшается.

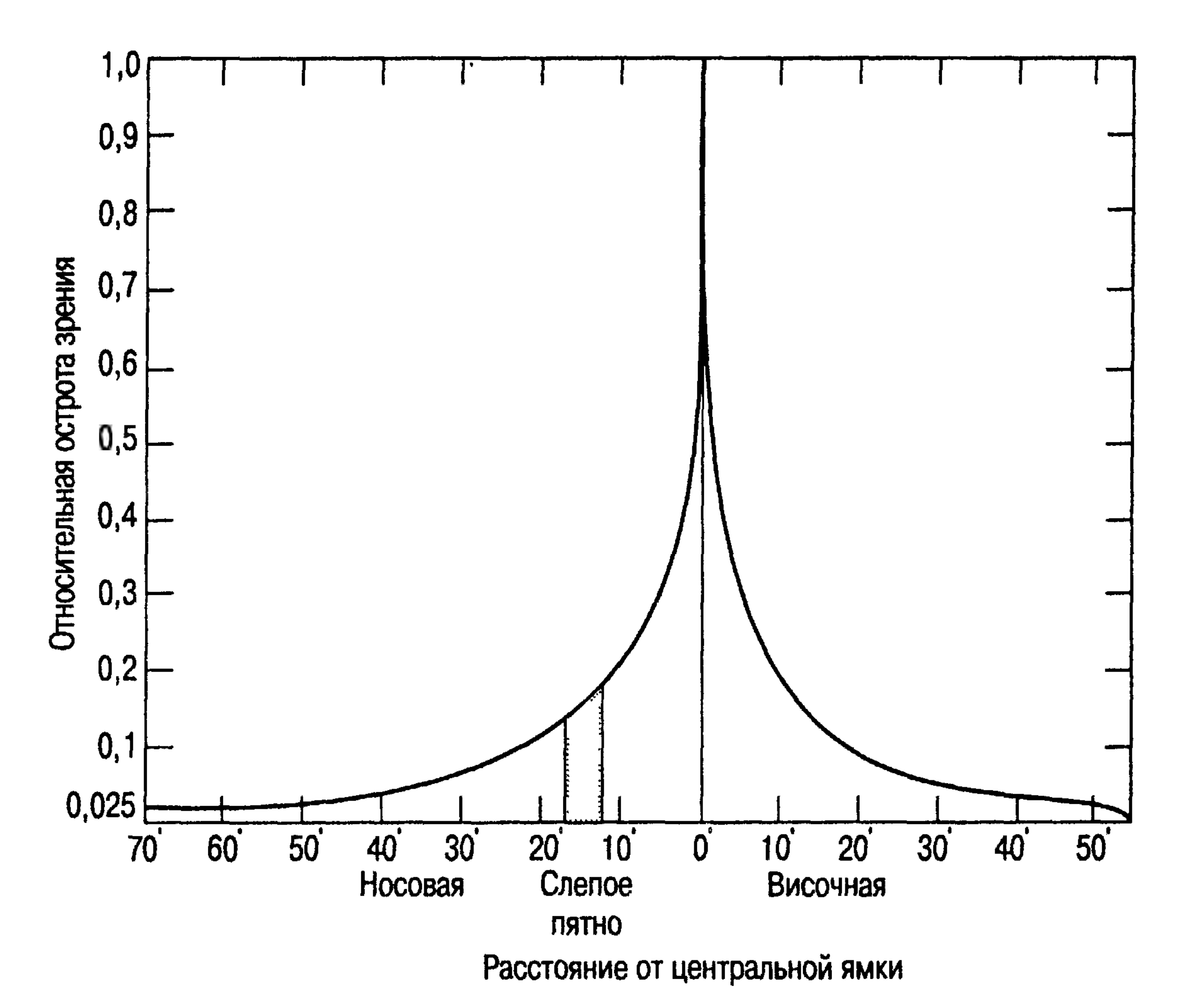


Рис. 4.11. Зависимость остроты зрения от стимулируемого участка сетчатки

Эти результаты были получены с использованием в качестве тест-объекта решетки. Все значения остроты зрения – отношения экспериментально полученных данных к остроте зрения центральной ямки. (*Источник*: Chapanis, 1949, p. 27)

На этом мы заканчиваем обсуждение вопроса о периферическом зрении. Хотя в том, что касается четкой идентификации деталей стимула (т. е. при выполнении задач, в которых острота зрения играет ключевую роль), периферическое зрение и уступает фовеальному, обеспечиваемому центральной ямкой, Гэлвин и его коллеги отметили тенденцию, в соответствии с которой края нечетких стимулов, воспринимаемых периферическим зрением, видятся более четкими, чем они есть на самом деле (Galvin et al., 1997).

Экспериментальное подтверждение

Острота зрения и стимулируемый участок сетчатки

Зафиксируйте взгляд на центре рис. 4.12. Автор рисунка С. М. Энстис (Anstis, 1974) создал его для наглядной демонстрации зависимости остроты зрения от расстояния между центральной ямкой и стимулируемым участком сетчатки. В соответствии с анализом, проведенным самим автором, если взгляд зафиксирован на центре рисунка, все представленные на нем буквы с любого расстояния воспринимаются как четкие. Это происходит потому, что как бы ни увеличивалось расстояние, на котором он рассматривается, проекция каждой буквы на сетчатке уменьшается, но одновременно проекции всех букв приближаются к центральной ямке, отличающейся наивысшей остротой зрения. Иными словами, все буквы кажутся одинаково четкими потому, что величина букв – визуальных стимулов – уменьшается с той же скоростью, с какой возрастает острота зрения.

Наряду с положением стимулируемого участка на сетчатке и расстоянием между объектом и наблюдателем на остроту зрения влияют и другие факторы, к числу

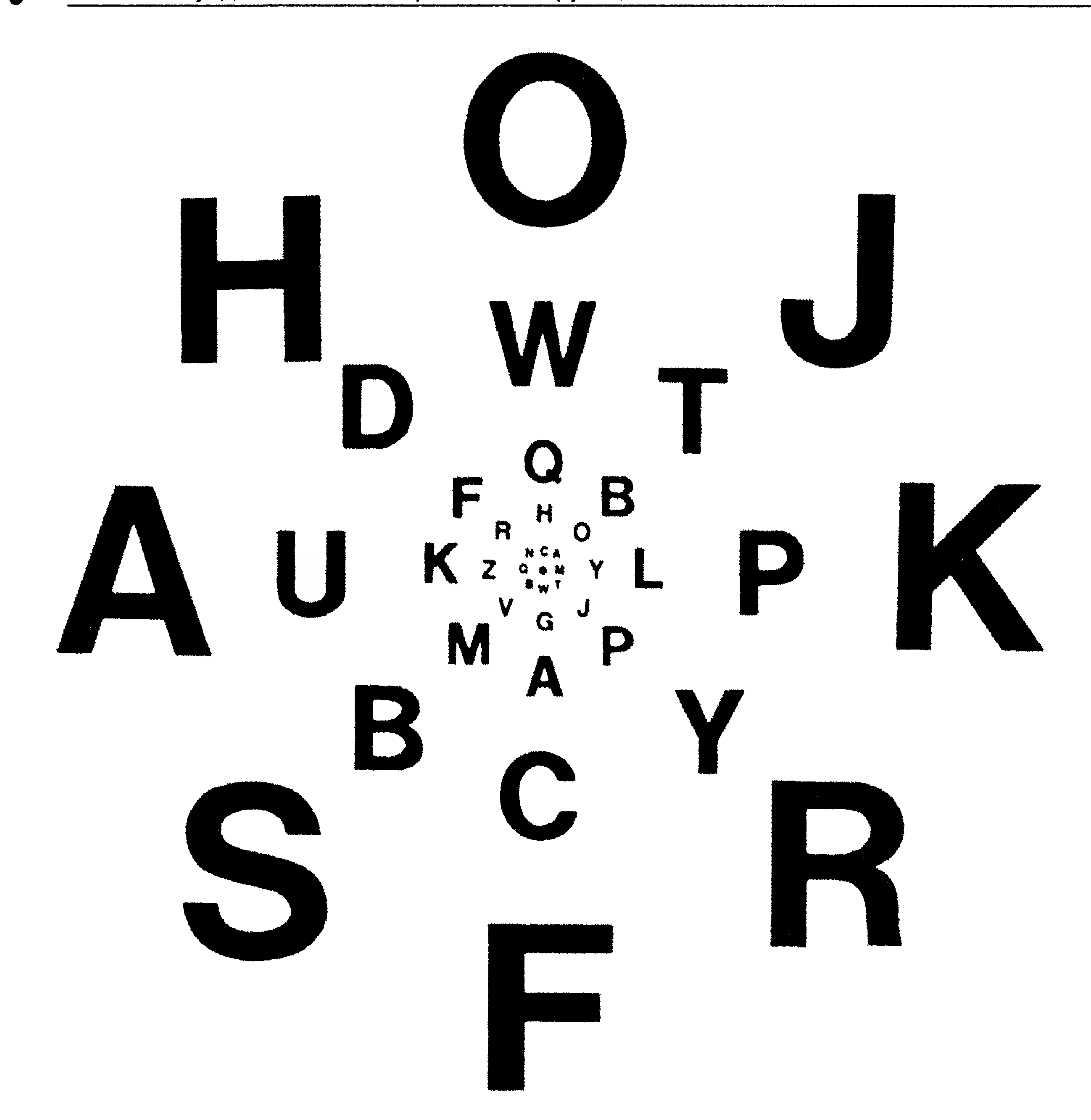


Рис. 4.12. Рисунок, на котором представлена комбинация букв, предназначен для доказательства быстрого уменьшения остроты зрения при увеличении расстояния между стимулируемым участком сетчатки и центральной ямкой. Элементы рисунка расположены таким образом, что при правильной фиксации взгляда все буквы будут отчетливо видны. (*Источник:* S. M. Anstis. «A Chart Demonstrating Variations in Acuity with Retinal Position». *Vision Research,* 14, 1974, p. 591)

которых относятся уровень освещенности, контраст между визуальным объектом и фоном, на котором он расположен, и количество времени, потраченного на его рассматривание. Как правило, чем больше времени затрачивается на рассматривание предмета, тем более «видимым» он становится (McKee & Westheimer, 1978). Более того, на уровень остроты зрения при выполнении конкретной зрительной задачи могут существенно повлиять движения глаз тестируемого, величина его зрачков, длина световой волны визуального стимула и его фон, возраст и прошлый опыт тестируемого, а также другие психологические факторы (Olzak & Thomas, 1986). Одним из этих факторов являются *движения глаз,* и он настолько важен не только для понимания остроты зрения, но и для понимания функционирования зрительной системы в целом, что заслуживает отдельного обсуждения. Однако

прежде чем перейти к нему, познакомимся с весьма необычным примером острого зрения — со зрением птиц.

Острота зрения у птиц

Острота зрения у представителей разных видов животных может весьма заметно отличаться от остроты зрения человека. Длительный эволюционный процесс, естественный отбор и адаптация наделили разные виды зрительными системами, позволяющими им извлекать необходимую для выживания информацию из той световой энергии, с которой они сталкиваются в естественных местах своего обитания. Как уже отмечалось в главе 3, зрение многих ночных животных обладает большей чувствительностью, чем зрение человека (т. е. при плохом освещении они видят лучше, чем люди). В отличие от них некоторые активные в светлое время суток виды — прежде всего это относится к птицам — обладают столь острым зрением, что зрение человека по своей остроте значительно уступает ему. Установлено, что острота зрения орла в 3,6 раза превосходит остроту зрения человека (Reymond, 1985; Shlaer, 1972), а острота зрения сокола — в 2,6 раза (Fox, Lehmkuhle & Westendorf, 1976). Последняя цифра означает, что сокол способен увидеть предмет размером 1 мм, находящийся на расстоянии 18 метров от него!

Достойны упоминания и условия, в которых реализуется эта уникальная способность птиц. В соответствии с данными Вальдфогеля (Waldvogel, 1990), сокол способен различать объекты, даже пикируя со скоростью более чем 100 миль/ч; при движении с подобной скоростью человек не увидит ничего, кроме мелькания бесформенных пятен. Кроме того, по сравнению с людьми многие птицы имеют и впечатляющую критическую частоту мельканий, или критическую частоту слияния мельканий, о которых говорилось выше. В то время как человек способен обнаружить мелькание или воспринять отдельные вспышки только тогда, когда источник света дает менее 60 вспышек в секунду, птицы распознают отдельные вспышки такого источника света, как люминесцентная лампа, дающая более 100 вспышек в секунду, что наделяет их жизненно важным для них преимуществом — возможностью распознавать мелкие детали в полете (Emmerton, 1983).

Движения глаз

Как уже отмечалось в главе 3, благодаря окуломоторным (глазодвигательным) мышцам (рис. 3.15) глаза практически рефлекторно совершают различные движения. Результатом эволюционного развития является приспособленность глазодвигательных мышц к определению местоположения и поиску объектов, лежащих по разные стороны от наблюдателя и на разных расстояниях от него. Эти движения не только позволяют ему направлять и фиксировать взгляд таким образом, чтобы образ визуального стимула оказывался на центральной ямке, но и постоянно менять направление взгляда. Иными словами, глаза способны как фиксироваться на объекте, так и непрерывно двигаться, благодаря чему проекции перемещающихся стимулов будут все время оказываться на маленьком центральном участке сетчатки, отличающемся наиболее острым зрением, — на центральной ямке. Известны движения глаз разных типов.

Саккады

Наиболее распространенным движением глаз является **саккада** (от французского слова *saccader*, что значит «дергать», «совершать резкое движение») — отрывистое, скачкообразное движение глаз наблюдателя, быстро переводящего взгляд с одного предмета на другой. Известны небольшие саккады (менее 3° поля зрения) и большие (20° и более). Саккады — это движения *баллистического типа*, так как они имеют конкретную цель и заданное направление. Это значит, что их частота, угловая скорость и направление спланированы нервной системой заранее, еще до их реализации. По данным Зингейла и Каулера (Zingale & Kowler, 1987), подобно многим произвольным моторным действиям, выполняемым с участием конечностей и пальцев, саккады уже заранее спланированы в виде последовательности движений, совершаемых по определенной схеме.

Поскольку во время движения глаз зрение притупляется, нет ничего удивительного в том, что эти движения совершаются исключительно быстро. Действительно: мышцы, ответственные за саккадические движения глаз, принадлежат к самым «быстрым» мускулам тела. Как правило, количество саккад — от 1 до 3 в секунду, но они совершаются настолько быстро, что занимают лишь 10% общего времени вúдения. Обычно, саккады — управляемые движения, ибо они совершаются и с закрытыми глазами, и в полной темноте, их также можно либо вызвать сознательно, либо подавить. Однако они также и рефлекторные движения: внезапно появившийся, прерывистый или двигающийся стимул, увиденный лишь боковым зрением, может вызвать непроизвольную саккаду, которая направит взгляд прямо на него. Это обстоятельство имеет большое адаптивное значение, «поскольку в примитивном мире малейшее движение, увиденное боковым зрением... может оказаться первым признаком возможного нападения» (Llewellyn-Thomas, 1969, p. 406).

Саккады используются преимущественно для обследования и изучения поля зрения, а также для того, чтобы образы селективно отобранных деталей визуальных стимулов оказались на центральной ямке, что обеспечивает максимальную остроту зрительного восприятия. Именно поэтому они особенно важны при выполнении таких визуальных задач, как чтение или рассматривание произведений живописи. Как показывает рис. 4.13, алгоритм движения глаз в известной мере может быть предопределен или хотя бы отчасти задан тем, какую именно информацию необходимо извлечь из данной сцены.

Саккады и чтение. Саккадические движения глаз — это функциональные моторные акты, связанные с чтением. Хорошо известно, что алгоритм движения глаз во время чтения — не плавное скольжение взгляда вдоль рядов букв и слов, расположенных друг за другом. Вместо них, как показывает рис. 4.14, при чтении глаза совершают серию саккад, чередующихся с паузами, или *фиксациями*, и некоторые возвратные движения, называемые *регрессиями*. Сам процесс чтения происходит именно во время фиксаций, поскольку во время саккадических движений функциональное зрения почти полностью блокируется.

Продолжительность и частота саккад во время чтения зависят от способности читателя идентифицировать отдельные буквы и от того, насколько хорошо буквы образуют осмысленные, легко узнаваемые перцептуальные единицы (Kowler & Anton, 1987; Nazir et al., 1992). Как правило, опытный читатель в отличие от

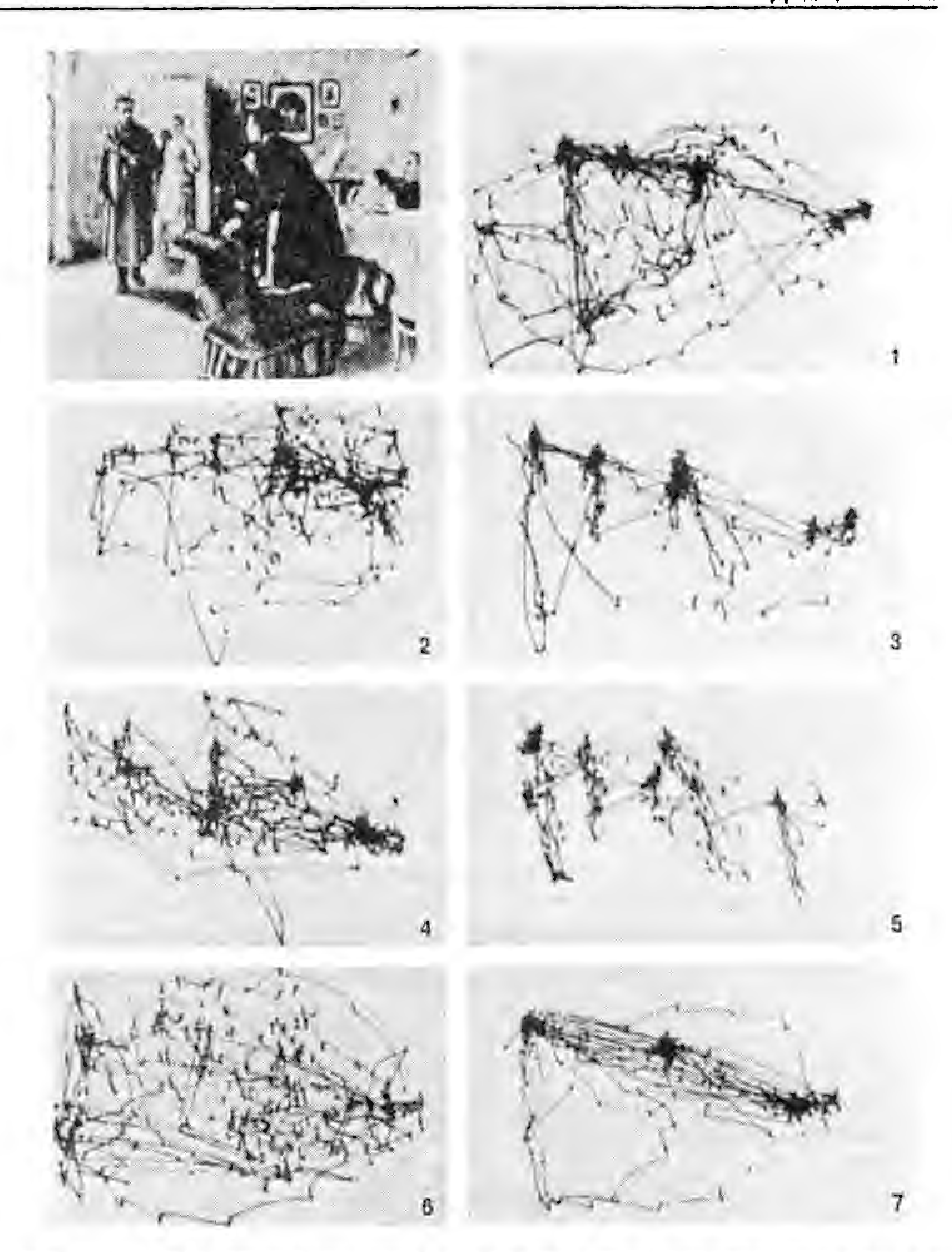


Рис. 4.13. Схемы движений глаз одного и того же наблюдателя, рассматривавшего одну и ту же репродукцию (картины И. Е. Репина « Не ждали». – *Примеч. пер.*), но каждый раз получавшего новое задание. Каждый фрагмент линии соответствует саккаде. Продолжительность каждой записи – 3 мин. Тестируемый рассматривал репродукцию обоими глазами

1) Рассматривание картины без всяких предварительных инструкций. Перед тем как были сделаны следующие записи, тестируемый получал определенные задания: 2) оценить материальное положение семьи, изображенной на картине, 3) определить возраст изображенных на ней людей, 4) представить себе, чем занимались члены семьи до прихода того, кого «не ждали», 5) запомнить, как одеты персонажи, 6) запомнить, как расположены в комнате люди и предметы, и 7) определить, как долго отсутствовал нежданный гость. (*Источник*: A. L. Yarbus. *Eye Movement and Vision*. New York; Plenum Press, 1967, p. 174.) (См. также *Ярбус А. Л.* Роль движений глаз в процессе зрения. М., 1965. – *Примеч. ред.*)

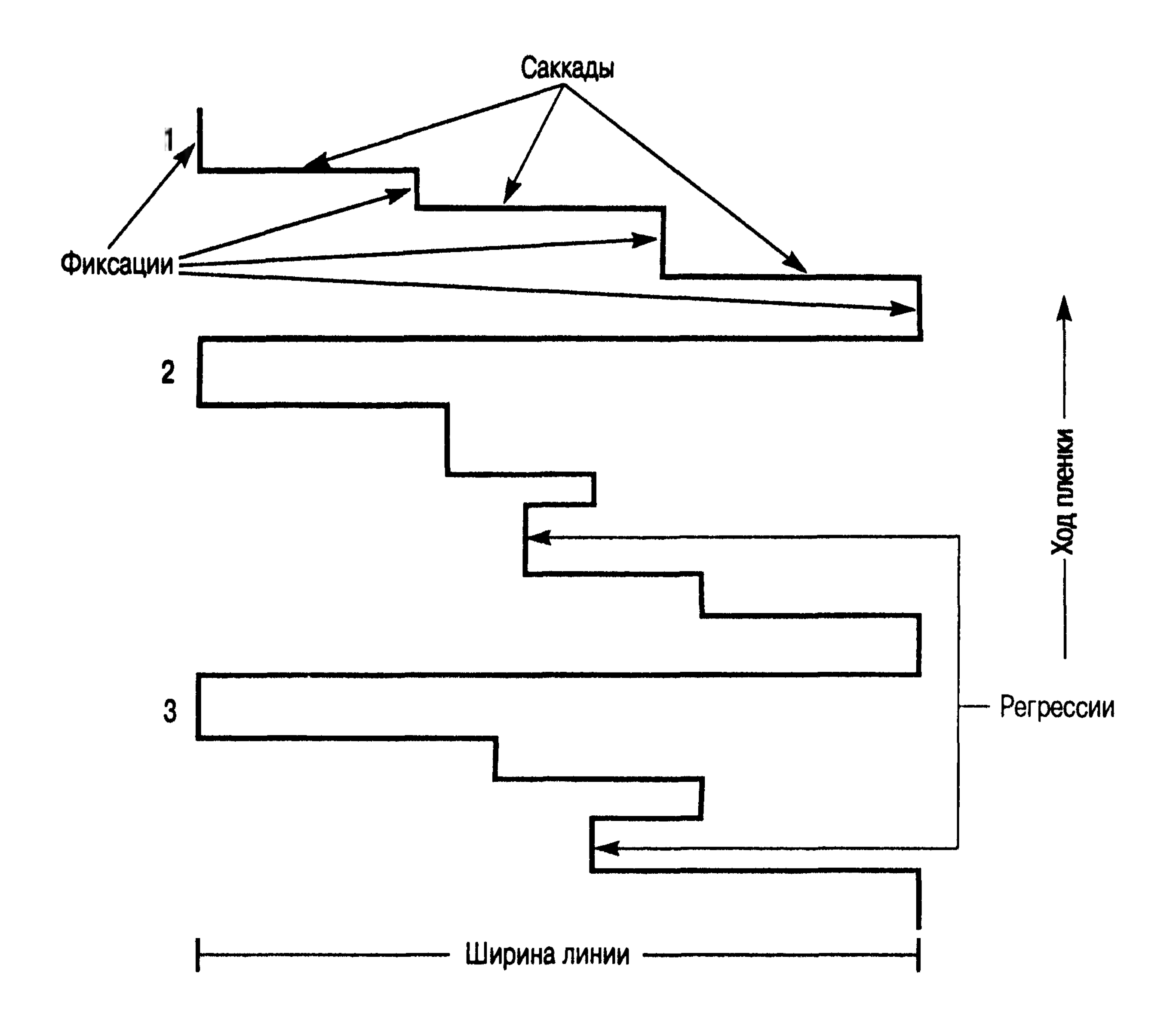


Рис. 4.14. Схема снятых на пленку латеральных саккадических движений глаз во время чтения трех строк текста

Поскольку пленка поднимается, рассматривать схему нужно сверху вниз. Длина отрезков горизонтальной линии дает представление о продолжительности саккадических движений; вертикальные сегменты регистрируют продолжительность фиксаций. Для первой строчки текста (1) запись фиксирует три саккады и четыре фиксации. Записи для линий 2 и 3 показывают регрессии (т. е. возврат к ранее прочитанному тексту)

неопытного, делает меньше саккад (но они более продолжительны), меньше фиксаций (но они менее продолжительны) и реже возвращается к прочитанному. (Интересно, что аналогичная особенность — экономия саккад и времени фиксаций — отличает и опытного водителя от неопытного. См. Chapman & Underwood, 1998.)

Возможно, опытный читатель потому читает быстрее, что он умеет использовать некоторые очевидные признаки текста для выработки определенного ритма саккад и управления им. Так, для того, чтобы направить свой взгляд определенным образом, опытный читатель может использовать информацию, полученную от периферического зрения (Carr, 1986; Schiffman, 1972). Читателю выгоднее воспользоваться периферическим зрением для поиска принципиально важных слов и зафиксировать на них свой взгляд, чем останавливаться на словах, лишенных большой смысловой нагрузки, или на пробелах между словами (Balota & Raynor, 1983; Zola, 1984). Глядя на стационарные носители визуальной информации, читатели стремятся зафиксировать взгляд на самых содержательных фрагментах. Оптимальным объектом фиксации взгляда при чтении является слово (Epelboim et al., 1994; McCorkie et al., 1989; Nazir et al., 1992).

Кроме того, поскольку пробелы между словами играют роль средства их визуального оформления, предположение о том, что пробелы имеют решающее значение для алгоритма движений глаз и эффективного чтения, вполне обоснованно. А если это так, то изъятие пробелов между словами должно повлиять на программирование саккад и отрицательно сказаться на тактике чтения. Именно это в действительности и происходит: текст без пробелов читается гораздо медленнее.

Экспериментальное подтверждение

Чтение текста, состоящего из не разделенных пробелами слов

Прочитайте текст, набранный без пробелов, приведенный на рис. 4.15. Это задание покажется вам трудным, требующим фиксации взгляда на каждой букве. Продолжая чтение (при условии, что текст хорошо освещен и прекрасно виден), вы с удивлением обнаружите, что делаете это без труда. Проведя серьезные исследования этой проблемы, Эпелбойм и его коллеги (Epelboim et al., 1994) пришли к выводу о том, что единственное влияние, оказываемое на движения глаз чтением текста без пробелов, заключается в том, что оно требует укороченных саккад и несколько более продолжительных фиксаций на отдельных словах, чем чтение нормального текста.

Следящиедвиженияглазпрактическиполностьюавтоматическиеи,какправило,требу
ютфизическиперемещающегосястимула.Вотличиеотсаккадэтоплавныеисравнительно
медленныедвижения.Обычноихцель–*слежение*заобъектом,перемещающимсянане
подвижномфоне.Следовательно,вданномслучаестимуломявляетсяскорееенеместополо
жениеобъекта,аскоростьегодвижения,искоростьследящихдвиженийсоответствуетей.
Этимобеспечиваетсяотносительнаястабильностьобразастимуланасетчатке.Движение
глаз,синхронизированноесперемещениемстимула,можеттакжеспособствоватьболее
четкомувосприятиюформыпоследнего.Скороувассновабудетвозможностьпрочестьэт
отматериал,ибоонповторенвследующемразделе,ноужеввиденормальноготекстаспро
беламимеждусловами.

Рис. 4.15. Текст без пробелов между словами. (*Источник*: Epelboim et al., 1994)

Следящие движения глаз

Следящие движения глаз практически полностью автоматические и, как правило, возникают тогда, когда стимул находится в движении. В отличие от саккад это плавные и сравнительно медленные движения. Обычно их цель — *слежение* за объектом, перемещающимся на неподвижном фоне. Следовательно, в данном случае стимулом является скорее не местоположение объекта, а скорость его движения, и скорость следящих движений соответствует ей. Этим обеспечивается относительно стабильный образ стимула на сетчатке. Движение глаз, синхронизированное с перемещением объекта, может также способствовать более четкому восприятию формы последнего. Это происходит потому, что зрительной системе легче воспринять форму стимула, если его проекция не перемещается по сетчатке, а зафиксирована на ней.

Саккады и следящие движения — это только два элемента упреждающего планирования работы механизма функционирования мышц, от которого зависят контролируемые движения головы и туловища, направляющих взор в сторону объекта (Mack et al., 1985). Кроме того, есть и такие специфические движения глаз, как вестибуло-окулярные (см. ниже), стабилизирующие положение глаз при незначительном перемещении тела или головы. В этом случае движения глаз компенсируют движения корпуса.

Вестибуло-окулярные движения

Наша повседневная активность предполагает постоянное перемещение в пространстве, однако, несмотря на то что в результате этого изменяется положение и тела, и головы, мы не перестаем воспринимать окружающую нас среду как стабильную. Причина этого заключается в следующем: всякий раз, когда тело или голова изменяют свое положение в пространстве, глазные яблоки совершают компенсаторные движения, стремящиеся сохранить первоначальное положение глаз. Речь идет о возникающих в определенной последовательности рефлекторных **вестибуло-окулярных движениях** (называемых также *вестибуло-окулярным рефлексом*, или ВОР). (Движения глаз возникают под влиянием стимулов, возникающих в *вестибулярном аппарате* среднего уха, сенсорной системе, участвующей в движениях

Экспериментальное подтверждение

Вестибуло-окулярные движения

Попросите кого-нибудь зафиксировать свой взгляд на вашем носу и одновременно вертеть головой из стороны в сторону. Если в это время вы посмотрите на глаза этого человека, то увидите определенную последовательность движений его глаз, совершаемых синхронно с движениями головы (рис. 4.16). Когда голова наблюдателя поворачивается вправо, глаза плавно поворачиваются влево (рис. 4.16, *а*), а когда его голова поворачивается влево, глаза поворачиваются вправо (рис. 4.16, *б*). Происходящее можно объяснить следующим образом: сигналы, сигнальная информация, получаемая мозгом в результате движений головы, перекодируется им в сигналы, направляемые глазным мышцам, вызывая движения глаз, имеющие компенсаторный характер. Короче говоря, автоматические, быстрые, плавные движения глаз компенсаторного характера стабилизируют проекцию стимула на центральной ямке.

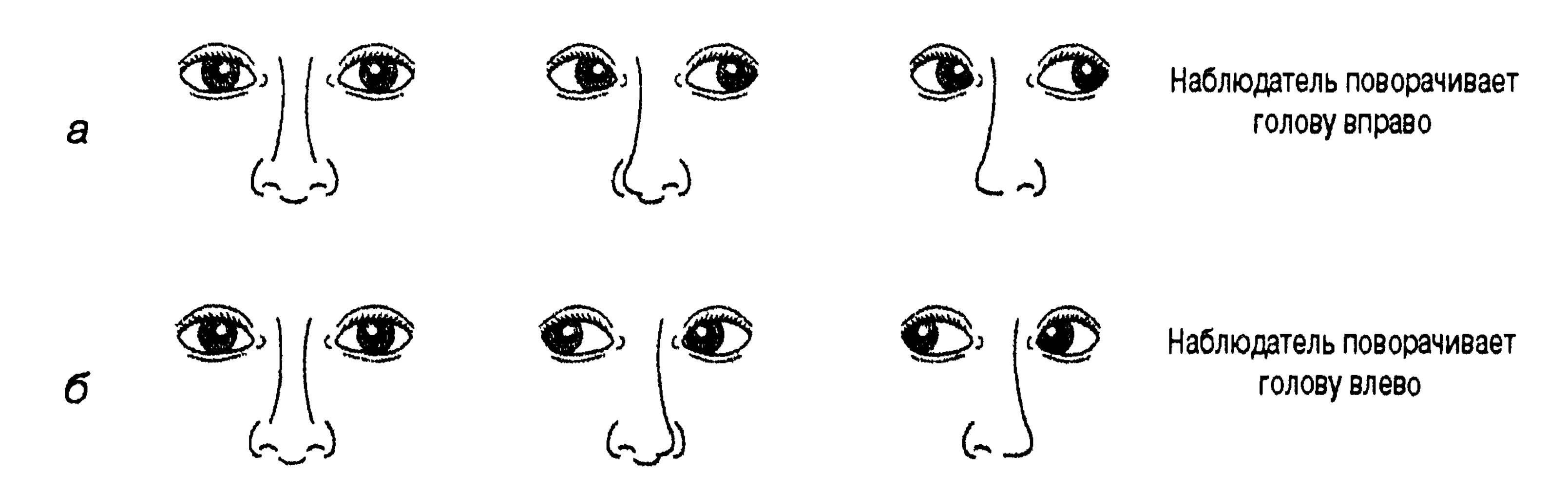


Рис. 4.16. Схема вестибуло-окулярных движений глаз, совершаемых для компенсации движений головы из стороны в сторону для поддержания фиксации взгляда. *а* – при повороте головы вправо глаза поворачиваются влево; *б* – при повороте головы влево глаза поворачиваются вправо

тела и подробно описанной в главе 15.) Каждый раз, когда вы, устремив взор на какой-либо предмет, совершаете движение корпусом или поворачиваете голову, вестибулярно-окулярные движения выступают именно в этой роли. Когда вы находитесь в состоянии физической активности, глаза совершают точные движения, компенсирующие как движения корпуса, так и движения головы и позволяющие вам фиксировать взгляд на определенных элементах окружающей обстановки.

Вергентные движения глаз

Реже других проявляются так называемые **вергентные движения**, требующие скоординированных движений обоих глаз. Вергентные движения смещают глаза по горизонтали в противоположных направлениях таким образом, что происходит сведение и разведение зрительных осей (конвергенция и дивергенция), в результате чего оба глаза могут сфокусироваться на одном объекте. Подобные движения глаз характерны, например, для приматов, имеющих фронтально расположенные глаза и поле зрения с бинокулярным перекрыванием. Результатом недостаточной способности глаз к вергентным движениям является *диплопия*, или «двоение».

Микродвижения глаз

Когда взгляд зафиксирован на каком-либо предмете, можно обнаружить и измерить ряд рефлекторных, так называемых **микродвижений** глаз. С помощью специальных приборов можно зарегистрировать совершаемые в определенной последовательности исключительно мелкие, непроизвольные, треморoподобные движения, совершаемые глазами человека, сознательно зафиксировавшего свой взгляд на чем-либо. Хотя в процессе фиксации глаз и находится в постоянном движении, он практически не отклоняется от своей средней позиции. Если полностью исключить непроизвольные, мелкие движения глаз, образ стимула на сетчатке начнет расплываться и исчезнет.

Движения смешанного типа

Хотя мы идентифицировали и охарактеризовали несколько типов движений глаз, следует подчеркнуть, что большинство естественных действий, основанных на зрительных контактах с окружающей средой, требуют сочетания различных движений глаз, т. е. таких движений, которые Холлетт (Hallett, 1986) назвал **движениями смешанного типа.** Например, наблюдение за подвижным объектом требует наряду с плавным слежением саккадических и вергентных движений.

Мы обладаем удивительной способностью визуально следить за перемещающимися объектами. Несколько излишне эмоциональное и не лишенное гипербол описание одного специфического, но весьма показательного примера динамической визуальной деятельности — наблюдения за поданным питчером бейсбольным мячом — принадлежит Эдварду Ллевеллин-Томасу (Llewellyn-Thomas, 1981):

> Будет чудом, если кому-нибудь из нас вообще удастся отбить его. Мяч летит со скоростью 100 миль/ч. Бэттер должен не только рассчитать и экстраполировать траекторию полета мяча на основании визуального впечатления, полученного из неудобного положения, но одновременно и предпринять такие действия, которые позволят ему собрать остальных игроков на изогнутой линии таким образом, чтобы отбить мяч,

оказавшийся в определенной точке пространства и в точно определенный момент времени! Решить все эти дифференциальные уравнения и построить кривые в доли секунды! Невероятно! (p. 318)

Справедливости ради следует сказать, что на самом деле бэттер не в состоянии следить за полетом мяча, «выпущенного» питчером и летящего со скоростью 60–100 миль/ч. Установлено, что за полетом мяча от начала и до конца не может проследить ни один бейсболист — ни учащийся колледжа, ни член студенческой бейсбольной команды, ни даже бейсболист-профессионал (Bahill & LaRitz, 1984). Иными словами, они не могут следовать главной заповеди бэттеров: «Не спускай глаз с мяча». Бэилл и Ла-Ритц установили, что типичный бэттер следит за поданным питчером мячом в течение примерно 0,5 с, т. е. только в то время, когда мяч пролетает последние 9 футов (около 2,7 м), отделяющие его от биты (общее расстояние, покрываемое мячом, равно 60 футам 6 дюймам (примерно 18,4 м)). Иными словами, слежение за мячом начинается только в тот момент, когда его проекция оказывается на центральной ямке. Более того, авторы считают, что даже если бы бэттер и увидел мяч раньше, это вряд ли помогло бы ему: в силу свойственной людям замедленной реакции, в тот момент, когда мяч завершает свой полет, бэттер просто не успевает развернуть биту по-другому. Мяч летит с такой скоростью, что «готовиться к встрече с ним» следует заранее. (Раз уж речь зашла о бейсболе, стоит также упомянуть и о не менее впечатляющей способности аутфилдеров так рассчитывать траекторию хорошо поданного мяча, что его удается поймать. Возможно, самый удачный ответ на интересующий многих вопрос: «В чем секрет успеха аутфилдеров?» принадлежит Джо Димаджио: «С какого бы расстояния ни летел мяч в открытом поле, поймать его не составляет никакого труда, если он находится в воздухе достаточно долго». Более строгое с научной точки зрения описание многостадийного процесса обработки зрительной информации, необходимого для того, чтобы поймать летящий мяч, принадлежит Мак-Биту и его коллегам (McBeath et al., 1995).

Как зрительная система интегрирует стремительно меняющиеся зрительные образы и приводит в движение мускулы? Несмотря на то что механизм этого явления еще далеко не изучен, можно предположить, что саккадические движения глаз в первые мгновения полета мяча могут помочь некоторым бэттерам предвосхитить траекторию его движения. Итак, на самом деле бэттер не видит мяча, приближающегося к его бите. Скорее саккада направляет взор на то место, где, по мнению бэттера, будет мяч в тот момент, когда он пересечет границу площадки.

По мнению Бэилла и Ла-Ритца, подобные упреждающие саккады лишь частично объясняют точность, с которой некоторые бэттеры принимают быстрые подачи. Они отмечали, что когда их самый точный испытуемый, профессиональный бейсболист, выступал на поле в роли бэттера, для его глаз были более характерны движения слежения, нежели упреждающие саккады. Обобщая, можно сказать, что отличительной особенностью профессионального игрока являются эффективные движения глаз. Действительно, точное слежение глазами за объектом (а слежение за поданным мячом — всего лишь неординарный пример этого явления) может быть связано и с такой проблемой, как развитие эффективных движений глаз, — вопрос, к обсуждению которого мы сейчас и переходим.

Развитие эффективных движений глаз

Как отмечалось выше, движения глаз — это основная моторная деятельность, на которой базируется обработка визуальной информации. Условием эффективности движения глаз является определенный уровень развития окуломоторных мышц, достигаемый с помощью практики. Каулер и Мартинс (Kowler & Martins, 1982) установили, что у дошкольников 4–5 лет движения глаз во многом отличаются от движения глаз взрослых, в результате чего их зрение менее эффективно. Так, детям с трудом удается зафиксировать взгляд на чем-либо. Когда их просили зафиксировать взгляд на маленьком, ярком, неподвижном предмете в темной комнате, линия взгляда оказывалась исключительно нестабильной. Взгляд ребенка блуждал по помещению, «сканируя» площадь, в 100 раз превышающую площадь, «сканируемую» взрослым в аналогичных условиях. Кроме того, следя за движущимся объектом, дети с трудом управляли своими саккадами, и в отличие от взрослых им не удавалось предугадать никаких изменений направления движения объекта даже тогда, когда эти изменения были предсказуемы. По данным Каулера и Мартина, прежде чем дети изменяют направление движения глаз, проходит около 200 мс.

Дети менее эффективно, чем взрослые, справляются с простыми окуломоторными задачами. Отчасти это связано с тем, что окуломоторная система детей еще не полностью сформирована. Не исключено также, что, как и в случае с общими двигательными навыками, дошкольники еще не имеют навыков управления окуломоторными мышцами, а потому и не усвоили специфические моторные навыки, необходимые для эффективных движений глаз. Есть основания считать, что эффективные движения глаз — это некий навык, который осваивается постепенно и формируется в результате практики на протяжении всей жизни.

Роль факторов временнóго характера в перцепции

Хотя и кажется, что восприятие является немедленной реакцией на внешнее стимулирование, в действительности оно требует некоторого времени. Временны́е факторы весьма существенно влияют на перцепцию. Выше мы уже говорили о роли фактора времени в восприятии (закон Блоха), мы также упоминали о нем и при обсуждении некоторых других понятий, например эффективных движений глаз. В этом разделе мы рассмотрим два различных явления, в которых временны́е факторы по-разному влияют на восприятие: *эффекты маскировки (маскировку)* и *последействия*.

Эффект маскировки

Если визуальные стимулы возникают один за другим в непосредственной близости друг от друга (во времени или в пространстве), они могут накладываться друг на друга, или *маскировать* восприятие друг друга. При **зрительной маскировке** восприятие объекта затрудняется представлением в то же самое время или сразу же после него маскирующего визуального стимула. Ухудшение восприятия объекта в результате представления маскирующего стимула непосредственно *перед* ним называется **прямой маскировкой.** При **обратной маскировке** маскирующий

визуальный стимул появляется немедленно *после* тест-объекта и мешает его восприятию.

Рассмотрим в качестве примера стимульный материал — круг и маскирующий визуальный стимул — кольцо (рис. 4.17), которые предъявляют испытуемым непосредственно один за другим. Если продолжительность интервала между предъявлениями стимульного материала и стимула-маски, называемого *временным интервалом между предъявлениями* (*ВИМП*), равна 200 мс или менее, стимульный материал может остаться невоспринятым или может показаться менее ярким и менее структурированным, чем показался бы в отсутствие маскирующего визуального стимула.

Одной из причин возникновения маскирующего эффекта является **инерция зрения**, т. е. замедленность нейронной реакции в ответ на стимулирование, в результате чего впечатление от стимула может остаться даже *после* его исчезновения (Long & Wurst, 1984). Именно поэтому кратковременные раздражения, физически не накладывающиеся друг на друга ни во времени, ни в пространстве, могут либо восприниматься как возникающие одновременно, либо могут тем или иным способом взаимодействовать друг с другом и ухудшать восприятие друг друга.

Эффект маскировки и облегчающая интеракция (*facilitative interaction*). При зрительной маскировке взаимодействие последовательно возникающих, но *разных* стимулов (т. е. тест-объекта и стимула-маски) ухудшает восприятие. Объяснение этого явления основано на том, что часть информации, которую несет вспыхивающий на мгновение стимул, сохраняется и после того, как он перестает существовать физически (благодаря зрительной стойкости) и вмешивается в восприятие того тест-объекта, который предъявляется сразу же вслед за ним, или того, который предшествовал ему. Если такое объяснение справедливо, то можно предположить, что аналогичный интегративный механизм способен *облегчить* восприятие, если два следующих друг за другом стимула идентичны. Иными словами, если верно, что взаимодействие двух разных стимулов — тест-объекта и стимула-маски,

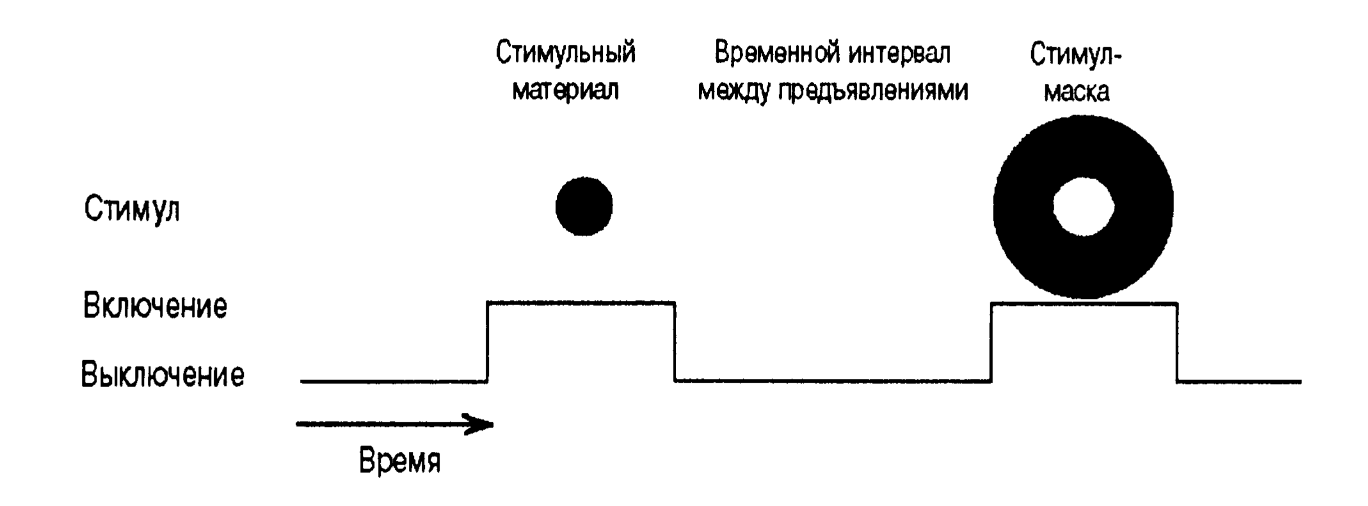


Рис. 4.17. Оборудование для демонстрации маскирующего эффекта

Предъявление маскирующего визуального стимула спустя 200 мс после предъявления стимульного материала или быстрее искажает восприятие последнего. Представленное на рисунке оборудование предназначено для демонстрации обратной маскировки, так как стимул-маска предъявляется после стимульного материала. Маскирующий эффект достигается также и тогда, когда стимул-маска предъявляется непосредственно перед стимульным материалом (прямая маскировка) или одновременно с ним

а

б

в

Рис. 4.18. Стимулы, использованные Эриксеном и Коллинзом
Если два верхних узора из точек, *а* и *б*, предъявляются один за другим или если интервал между их предъявлениями не превышает 100 мс, наиболее вероятным перцептивным результатом будет восприятие стимула *в* как бессмысленного слога «VOH». Для сведения к минимуму возможности догадаться по точкам лишь одного узора, какой именно слог «закодирован», на каждый из узоров были нанесены маскирующие точки. (*Источник*: C. W. Eriksen & J. F. Collins. Some Temporal Characteristics of Visual Pattern Recognition. *Journal of Experimental Psychology*, 74, 1967, p.477)

предъявленных друг за другом, ухудшает распознавание тест-объекта, можно предположить, что в результате последовательного предъявления двух *идентичных* стимулов произойдет суммация их воздействий на зрительную систему и возникнет эффект, называемый **облегчающей интеракцией.**

Изучению этого явления посвящены работы Эриксена и Коллинза (Eriksen & Collins, 1967). Авторы на мгновение (6 мс) предъявляли испытуемым узор из точек, представленный на рис. 4.18, *а*, а затем через 25–100 мс — предъявляли рис. 4.18, *б*. Каждый из этих узоров сам по себе кажется неупорядоченным. Однако если они надлежащим образом освещены и предъявляются одновре́менно, результатом становится восприятие рис. 4.18, *в* как лишенного смысла слога «VOH». Эриксен и Коллинз также доказали, что восприятие рис. 4.18 как бессмысленного сочетания букв имеет место и тогда, когда интервал между предъявлениями двух узоров из точек не превышает 100 мс.

Авторы показали, что при последовательном предъявлении стимулов вероятность идентификации лишенного смысла слога «VOH» возрастает по мере сокращения промежутка времени между предъявлениями стимулов *а* и *б*. Не вызывает сомнения, что за это короткое время влияние мгновенных предъявлений двух стимулов зрительно суммируется, или интегрируется, в результате чего и вырисовывается слог.

Обычно мы не являемся пассивными наблюдателями маскирующих стимулов и в большинстве случаев даже не подозреваем о существовании маскирующего эффекта. Однако есть одно общее условие, при котором маскирующие эффекты играют важную роль в сохранении стабильного, четкого и непрерывного образа визуального мира. Мы имеем в виду маскирующие эффекты во время саккадических движений глаз — явление, называемое *саккадическим проскоком* (*saccadic omission*).

Эффект маскировки и саккадический проскок (пустое поле). Как уже отмечалось выше при обсуждении саккадических движений глаз, благодаря быстрым и отрывистым саккадическим движениям ви́дение может прерываться несколько раз в секунду. Во время саккад визуальный образ в буквальном смысле слова проносится по сетчатке и наступает краткий период ретинального затуманивания (*reti-*

nal blurring). Однако причиной ретинального затуманивания являются не саккады, о существовании которых мы вообще не подозреваем. Даже если мы, двигая глазами, посмотрим на себя в зеркало, мы не увидим никаких движений. Но посмотрев на других людей, выполняющих то же задание, мы непременно увидим, как двигаются их глаза. Явление, выражающееся в том, что мы не ощущаем никакого затуманивания зрения во время саккадических движений глаз, называется **саккадическим проскоком (пустым полем)**.

Почему мы не ощущаем движения глаз и почему не чувствуем затуманивания зрения во время этих движений? Судя по всему, причиной этого являются маскировочные эффекты: стимулы, которые мы воспринимаем непосредственно перед саккадическими движениями глаз и после, *маскируют* затуманивание, вызываемое саккадой. Чтобы проверить это предположение, Кемпбелл и Вюрц (Campbell & Wurtz, 1978; см. также Cornfield, Frosdick & Campbell, 1978) изучали движения глаз в таких условиях, в которых маскировка была *невозможна*. Испытуемый сидел в темной комнате, освещенной только двумя маленькими источниками красного света, и должен был совершать саккадические движения глазами, переводя взгляд с одного источника света на другой. После завершения инструктажа комната освещалась вспышкой, продолжительность которой составляла 50–70 мс — ровно столько времени, сколько длится саккада. Иными словами, комната была освещена *только* во время саккады, что исключало возможность маскировки до и после нее. В результате, когда свет вспыхивал только во время выполнения саккадического движения, комната, хоть она и была видимой, «погружалась в туман». Однако когда продолжительность вспышки была увеличена на 40 мс, т. е. когда свет зажигался до саккады и выключался после нее или когда выполнялось хотя бы одно из этих условий, испытуемые говорили, что ясно видят и саму комнату, и стоящую в ней мебель. Следовательно, нормальный визуальный образ, формируемый в результате фиксации взгляда до или после саккады, маскирует восприятие затуманенного образа, возникающего во время саккады.

Эффекты последействия

Сейчас мы переходим к рассмотрению **эффектов последействия.** Возможно, наиболее знакомым и отчасти неприятным последействием являются ощущения, остающиеся после случайного быстрого взгляда на яркую электрическую лампочку. В данном случае в силу инерционности зрения последействие кратковременно. В других же случаях, при *длительном* наблюдении за стимулом, проявляется не только инерционность зрения, но и возникает адаптация или некоторая дезактивация стимулированного участка сетчатки вследствие его временной «усталости». Перцептуальные последствия этого явления заключаются в том, что продолжительная экспозиция создает поддающиеся измерению нарушения восприятия других визуальных стимулов, образ которых оказывается на том же самом или прилегающем к нему участке сетчатки. В зависимости от характера стимулов, продолжительности экспозиции и общих визуальных условий эффекты последействия могут быть либо минимальными, либо значительными. Ниже будут описаны два типа эффектов последействия — *последействие наклона* и *последействие кривизны*.

Последействие наклона проявляется в кратковременном искажении восприятия явной ориентации стимулов вследствие адаптационных эффектов, возникших под влиянием предыдущего стимула, ориентированного по-другому. Ниже приводится экспериментальное подтверждение *последействия наклона.*

Экспериментальное подтверждение

Последействие наклона

Следуйте рекомендациям, приведенными в подписи к рис. 4.19. Последействие фиксации взгляда на наклонной решетке *а* проявится в том, что вертикальные линии решетки *б* будут казаться наклоненными в направлении, противоположном направлению наклона линий решетки *а*.

Последействие кривизны проявляется в нарушении восприятия очевидной формы или кривизны стимула вследствие предварительного длительного воздействия стимула другой формы или кривизны. Это явление иллюстрируется опытом, проведенным Дж. Дж. Гибсоном (Gibson, 1933) с простыми линиями, представленными на рис. 4.20.

Испытуемые надевали специальные очки с искажающими линзами, которые преломляли попадающие в глаз световые лучи так, что образ строго вертикальной линии на сетчатке воспринимался как искривленный (см. второй ряд рис. 4. 20).

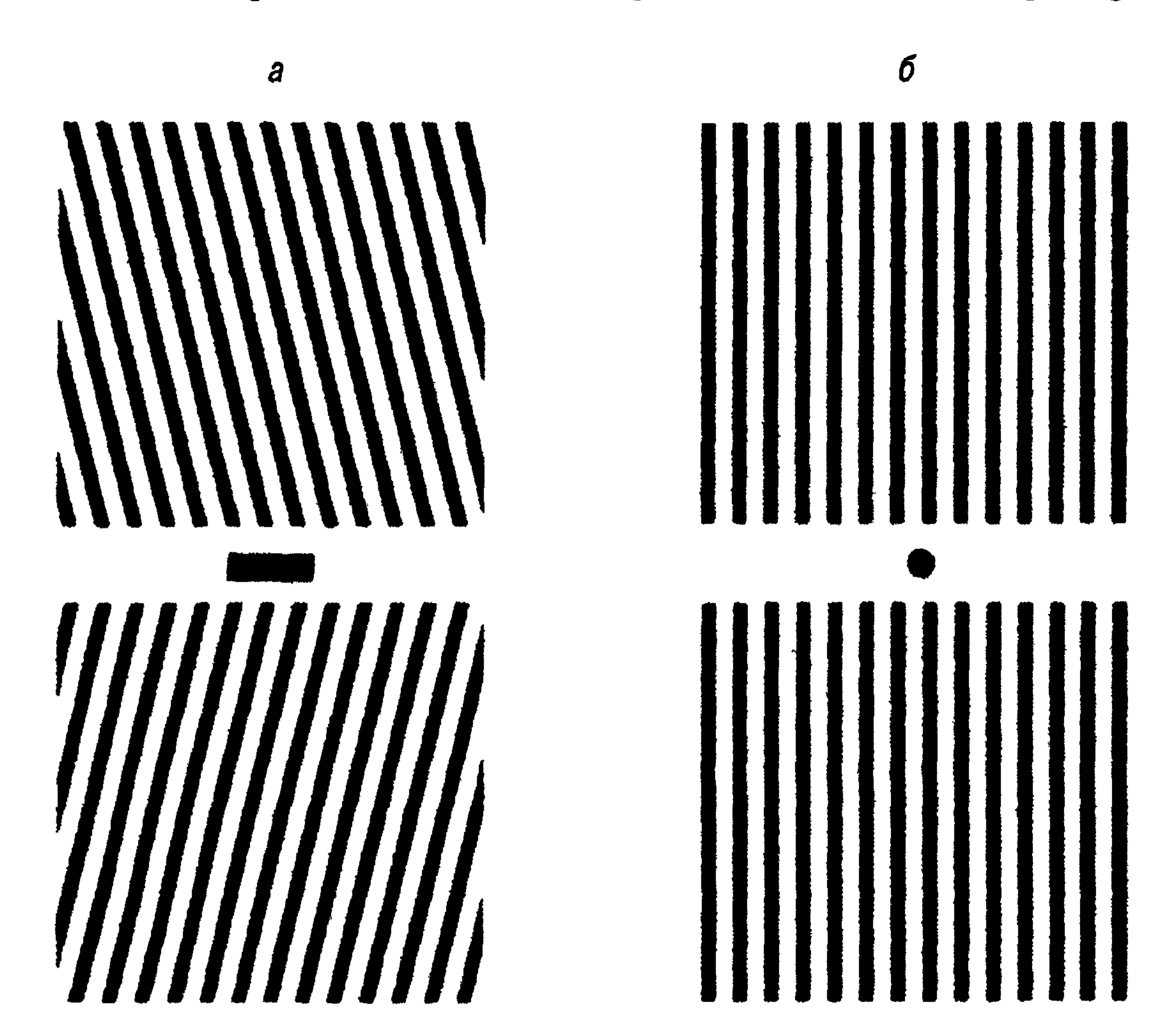


Рис. 4.19. Последействие наклона

Закройте вертикальную решетку *б* и на 30–40 с зафиксируйте взгляд на наклонной решетке *а* таким образом, чтобы он скользил взад-вперед вдоль вертикальной линии. Затем быстро переведите взгляд на круг фиксации *б*, лежащий между двумя вертикальными решетками. На какой-то момент вам покажется, что вертикальные линии решетки *б* наклонены в направлении, противоположном направлению наклона линий решетки *а*



Рис. 4.20. Экспериментальное подтверждение последействия кривизны. Схема, иллюстрирующая связь между физическим стимулом, его проекцией на сетчатке и его восприятием. (*Источник*: Gibson, 1933)

После экспозиции испытуемые сообщили, что кажущаяся кривизна постепенно уменьшается, т. е. что прямая линия, оптически «искривленная» специальными очками, начала казаться более прямой. Более того, вызванное «искажающими» очками *последействие кривизны* наблюдалось и без них. В течение короткого промежутка времени прямая линия казалась изогнутой в направлении, противоположном направлению кривизны, вызванной очками (см. нижний ряд рис. 4.20).

Гибсон и Раднер (Gibson & Radner, 1937) также обнаружили, что искусственное искажение изображения — не единственный способ вызвать эффект последействия кривизны. Аналогичный эффект возникает и после продолжительного разглядывания изогнутых линий: начинает казаться, что прямые вертикальные линии выгнуты в направлении, противоположном их изгибу. Вы сами можете убедиться в этом, выполнив описанные ниже несложные действия.

Экспериментальное подтверждение

Последействие кривизны

Воспользовавшись рекомендациями, приведенными в подписи к рис. 4.21, *б*, на 30–40 с зафиксируйте взгляд на точке между двумя кривыми *а*, затем переведите взгляд на точку фиксации между прямыми линиями *б*. Вертикальные линии *б* покажутся вам изогнутыми в направлении, противоположном направлению изгиба линий *а*.

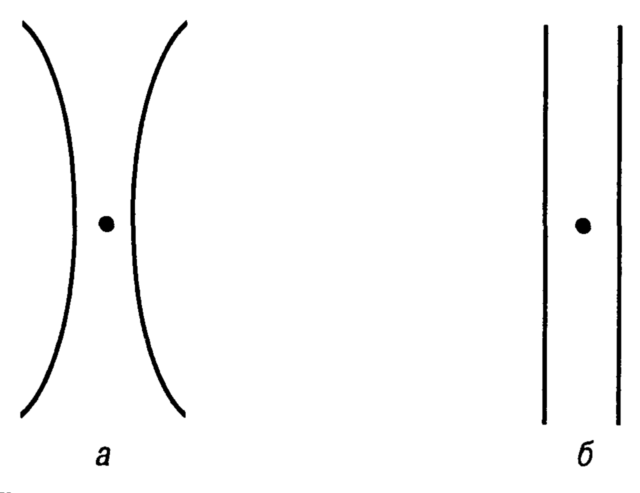


Рис. 4.21. Последействие кривизны

Идентификация и локализация объекта: фокусная и пространственная системы

Известны два имеющих анатомические различия нейронных тракта, или системы, обрабатывающих пространственную информацию, и каждому (каждой) из них присущи свои свойства. Первичная — **фокусная** — система связана с *идентификацией* и *распознаванием* объектов. Фокусная система человека образована центральной сетчаткой (включая и центральную ямку), ЛКТ и первичной зрительной, или стриарной, корой (слой VI). (Несмотря на то что основной материал, относящийся к идентификации объекта, будет изложен в следующих главах, сейчас перед нами стоит конкретная цель: обобщить сведения о некоторых структурах и функциях, приведенные в этой главе и в главе 3.)

Другая система, вторичная, **пространственная система,** участвует в *локализации* объектов (определении их местонахождения). Она образована центральным и периферическими участками сетчатки и верхними бугорками четверохолмия, которые, как было сказано в главе 3, проецируют изображение на участок экстрастриарной коры затылочной доли мозга, называемый полем Бродмана 18.

То, что верхние бугорки четверохолмия имеют решающее значение для определения положения объектов в пространстве, подтверждается тем, что после удаления хирургическим путем зрительной коры хомяки не становились совершенно слепыми (Schneider, 1969). Однако оно приводило к уменьшению способности различать характеристические признаки предметов и их сочетания, но до тех пор, пока верхние бугорки четверохолмия оставались нетронутыми, полностью сохранялись и такие базовые остаточные зрительные способности, как способность к локализации объектов. Для сравнения: когда у хомяков разрушали верхние бугорки четверохолмия, а зрительная кора оставалась нетронутой, животные лишались возможности определять положение объектов в пространстве, но были способны узнавать определенный набор характеристических признаков предмета. Дополнительное подтверждение важной роли верхних бугорков четверохолмия в пространственной локализации объектов получено на основании аналогичных результатов исследований, выполненных на обезьянах (Humphrey, 1974; Trevarthen, 1968) и отчасти на людях. В соответствии с этими представлениями управляемая корой *фокусная* система помогает животным определять, *какой именно* предмет они видят, а пространственная система посредством верхних бугорков четверохолмия информирует о том, *где* он находится. Нейронные механизмы фокусной и пространственной систем, обеспечивающие информацией о природе объекта и о его пространственном положении соответственно, нередко называли «что»-трактом и «где»-трактом. (Однако между этими трактами существуют важные анатомические и функциональные связи, и было бы преувеличением назвать их полностью не зависимыми друг от друга; Stein & Meredith, 1993.)

Выше, в главе 3, мы уже отмечали, что фокусная и пространственная системы связаны с разными центрами головного мозга и что функциональные различия между ними определяются именно этим (Mishkin et al., 1983). Мы говорили также и о том, что участки первичной зрительной, экстрастриарной, коры, включая участки височной и теменной долей, связаны между собой таким образом, что возни-

кают два в известной мере независимых друг от друга, но параллельных канала, представляющих такие сложные аспекты нашего визуального опыта, как восприятие формы, цвета и движения. Кортикальный тракт, называемый *вентральным путем,* обеспечивает идентификацию объектов и связан с ранее описанным в этой главе «что»-трактом (фокусным). Второй кортикальный тракт, называемый *дорсальным путем,* обеспечивает локализацию объектов в пространстве и является кортикальным вариантом «где»-тракта.

Слепозрение

Свидетельством наличия у людей фокусной и пространственной систем является то, что некоторые слепые сохраняют остаточную способность определять положение в пространстве тех предметов, которых они не видят. Сравнительно редкая способность некоторых слепых людей «смотреть» на предметы, указывать на них и в общем виде иметь представление о характерных признаках объектов, которых они не могут видеть, была названа **«слепозрением»** (Weiskrantz, 1977, 1992, 1997). Одно из объяснений этого явления основано на остаточных функциях пространственной системы в условиях, когда фокусная система не функционирует вовсе. Следовательно, хотя слепые вследствие поражения зрительных проводящих путей и зрительной коры лишены возможности распознавать предметы, альтернативный, вторичный «где»-тракт (основа пространственной системы) позволяет им правильно определять положение предметов в пространстве, например указывать пальцем на предметы или направлять взгляд в сторону какого-либо объекта. Интересно отметить, что, делая это, они обычно клянутся, что на самом деле ничего не видят и просто высказывают предположение о том, где предмет находится (Weiskrantz, 1992; Marshall & Halligan, 1988).

Следовательно, не исключено, что некий альтернативный подкорковый зрительный тракт пространственной системы, возможно, включающий верхние бугорки четверохолмия, позволяет некоторым слепым людям определять положение в пространстве тех предметов, которых они не видят, или тех, существования которых не осознают. Поскольку поведение, названное «слепозрением», реализуется неосознанно, вполне можно предположить, что некие подкорковые структуры, существующие в мозге (например, верхние бугорки четверохолмия), участвуют в передаче зрительной информации на бессознательном уровне. Из этого предположения также следует вывод о том, что для сознательного восприятия пространственных событий требуется возбуждение зрительной коры, которая сформировалась на более поздних этапах эволюционного развития.

Хотя ряд исследований и подтверждает существование разных визуальных трактов, или систем, участвующих в идентификации объекта и в определении его положения в пространстве, вопрос о принадлежащих ей конкретных анатомических структурах (таких, какими для пространственной системы являются верхние бугорки четверохолмия) до сих пор не решен и на этот счет имеются разные гипотезы (Barigna,1992; Cowey & Stoerig, 1991; Fendrich, Wessinger & Gassaniga, 1992; Martin, 1998; Mishkin et al., 1983; Stein & Veredith, 1993; Stoerig & Cowey, 1997).

Теоретические представления о двух зрительных системах с разными функциями могут иметь важные практические последствия. Лейбовиц и его коллеги

(Leibowitz et al., 1982; Leibowitz & Owens, 1977), доказали, что для человека, ведущего машину ночью (а это весьма опасное занятие), важна и фокусная, и пространственная система. Фокусная система распознает объекты и препятствия и оценивает расстояния, а пространственная система ориентирует машину в пространстве относительно дороги. Однако при плохом освещении связанная с корой фокусная система несовершенна и зрению не хватает остроты (особенно динамической остроты) и восприятия контраста, в результате чего уменьшается способность отличать объект от фона. Но благодаря тому, что пространственная система практически не страдает от плохого освещения, сидя ночью за рулем, человек, похоже, практически не чувствует общего ухудшения зрения и поэтому может не подозревать о том, что его фокусная система функционирует хуже, чем днем, а это может создать опасные ситуации. Поскольку зрение ухудшается лишь частично, водитель не осознает ни ослабления функции фокусной системы, ни того, что острота его зрения понизилась, и может не принять необходимых мер предосторожности.

Выводы

В данной главе основное внимание уделено функциям зрительной системы и связанным с ней явлениям. Постоянно подчеркивались различия между палочками и колбочками, о которых было сказано еще в предыдущей главе. Палочковое зрение называется скотопическим, а колбочковое — фотопическим.

Основное различие между фотопическим и скотопическим зрением проявляется в характере их реакции на общую освещенность, и это обстоятельство неоднократно подчеркивалось в ходе изложения, как и то, что фотопическое зрение «работает» при хорошем освещении, а скотопическое — при недостаточном. Мы описали темновую адаптацию, а также функциональную адаптацию к сумеречному свету и фотохимические основы этого процесса, связанные с превращениями светочувствительного пигмента палочек — родопсина. Под влиянием света он разлагается и обесцвечивается, а в темноте регенерируется. Затем мы описали различия между фотопическим и скотопическим зрением, связанные с их разной спектральной чувствительностью. Это привело нас к рассмотрению такого явления, как эффект Пуркинье, который заключается в изменении яркости света с определенной длиной волны при переходе от фотопического зрения к скотопическому.

Мы рассмотрели вопрос об абсолютных световых порогах и влияющих на них факторах. Для абсолютного порога характерна обратная зависимость между интенсивностью стимула и площадью стимулируемого участка сетчатки (закон Рикко), а также между интенсивностью и продолжительностью стимулирования (закон Блоха). Абсолютный световой порог зависит также от того, какой участок сетчатки стимулируется (т. е. палочки или колбочки) и какова длина волны светового стимула. Затем мы обсудили факторы, влияющие на восприятие непрерывного и прерывистого света, а также разницу в их восприятии. В частности, мы рассказали о том, какую роль в восприятии прерывистого света как непрерывного играет критическая частота слияния мельканий (КЧС=М).

Мы рассказали об остроте зрения и о том, что она бывает пяти типов: острота детектирования, острота точной настройки, острота разрешающей способности

глаза, острота распознавания и динамическая острота. Приведены примеры определения остроты зрения и ее выражения в угловых единицах.

Один из разделов посвящен движению глаз. Мы рассказали о нескольких типах движения глаз, включая саккады (и их связь с чтением), движения слежения, вестибуло-окулярные движения, вергентные движения, микродвижения и движения смешанного типа. Завершая рассмотрение вопроса о движениях глаз, мы рассказали о роли практики в повышении их эффективности и отметили, что движения глаз дошкольника значительно менее эффективны, чем движения глаз взрослого человека. Это может быть связано с недостаточным развитием окуломоторных мышц ребенка и отсутствием у него необходимых двигательных навыков.

Затем мы рассказали о некоторых временны́х факторах, влияющих на восприятие визуальных стимулов, — об эффекте маскировки и эффектах последействия. Были рассмотрены разные способы маскировки и то, как они облегчают или затрудняют восприятие, включая инерционность зрения и роль маскировки в саккадических движениях глаз (саккадический пропуск). Были определены два основных типа последействия — последействие наклона и последействие кривизны. Обобщая, можно сказать, что причиной эффекта последействия является селективная адаптация, или усталость проводящих каналов или элементов визуальной системы, специализирующихся на распознавании таких признаков, как ориентация, форма, направление и движение.

Последний раздел этой главы посвящен возможностям двух анатомически и функционально отличных друг от друга трактов, или систем, обработки пространственной информации. Фокусная система связана с идентификацией и распознаванием объектов, а пространственная система — с определением положения объектов в пространстве, с их локализацией. Представлено несколько доказательств существования двух функционально отличных друг от друга нейронных систем, включая «слепозрение» — способность некоторых незрячих людей распознавать отдельные признаки не видимых ими предметов (например, такой признак общего характера, как местоположение).

Ключевые слова

Вергентные движения глаз
Вестибуло-окулярные движения
Движения слежения
Движения смешанного типа
Динамическая острота
Закон Блоха
Закон Рикко
Зрительная маскировка
Инерция зрения
Кривые спектрального порога
Кривые спектральной чувствительности
Критическая частота мельканий
Критическая частота слияния мельканий (КЧСМ)
Микродвижения глаз
Куриная слепота
Облегчающее взаимодействие
Обратная маскировка
Острота локализации
Острота обнаружения
Острота разрешающей способности глаза
Острота распознавания
Последействие кривизны
Последействие наклона

Пространственная система
Прямая маскировка
Родопсин
Саккада
Саккадический пропуск
Световая адаптация
Скотопическое зрение
«Слепозрение»
Темновая адаптация
Угол зрения
Фокусная система
Фотопическое зрение
Эффект Пуркинье
Эффекты последействия

Вопросы для проверки усвоения материала

1. Сравните функциональные свойства скотопического и фотопического зрения, уделив особое внимание визуальным особенностям каждого из них. Сравните зрение ночных животных и тех животных, которые активны преимущественно в светлое время суток, исходя из того, каким зрением они пользуются — скотопическим или фотопическим
2. Объясните явление, называемое темновой адаптацией. В чем она проявляется? Какие свойства фотопического и скотопического зрения иллюстрируют два фрагмента типичной кривой темновой адаптации?
3. В чем заключается эффект Пуркинье? Объясните его с точки зрения кривых спектрального порога. Какие особенности восприятия при ярком и сумеречном свете лежат в основе эффекта Пуркинье? В чем сходство и различие фотопического и скотопического зрения применительно к длинноволновому свету (т. е. свету, длина волны которого равна 650 нм, или «красному»)?
4. Перечислите основные факторы, влияющие на абсолютный порог зрения. Какова роль интенсивности визуального стимула, длины его волны и продолжительности стимуляции, а также того, какой участок сетчатки стимулируется и какова его площадь? Рассмотрите эти факторы с точки зрения эффекта Пуркинье.
5. Что такое критическая частота мельканий? Какое влияние на нее оказывают интенсивность стимула и его местоположение? Что такое угол зрения и какова его роль в описании остроты зрения? Что такое сверхострота?
7. Перечислите факторы, влияющие на остроту зрения. Как влияет на остроту зрения интенсивность стимула и то, какой участок сетчатки стимулируется?
8. Перечислите основные виды движений глаз и охарактеризуйте значение каждого из них для эффективности зрительной системы. Какова роль саккадических движений при чтении и при наблюдении за тем, что находится в поле зрения?
9. Какова роль практики в формировании эффективных движений глаз? Чем движения глаз дошкольников отличаются от движений глаз взрослых?
10. Опишите прямую и обратные маскировки. Какие факторы влияют на них?
11. Что такое облегчающее взаимодействие применительно к обработке информации от двух стимулов, предъявляемых одновременно или последовательно?

Как оно связано с маскировкой? Почему мы не чувствуем «затуманенности» зрения в результате зрительных фиксаций, создаваемых саккадическими движениями глаз?

12. Опишите облегчающее взаимодействие, являющееся результатом интеграции двух последовательных зрительных стимуляций. О чем свидетельствует облегчающее взаимодействие, возникающее в результате суммации зрительной системой стимулов, соседствующих во времени или в пространстве?
13. Как можно доказать существование последействий? Почему последействия подтверждают существование специфических нейронных каналов, воспринимающих определенные признаки стимула?
14. Опишите фокусную и пространственную системы и их функциональные отличия. Какова роль верхних бугорков четверохолмия в пространственной системе и как ее можно доказать? Что такое «слепозрение»? Каков вклад фокусной и пространственной зрительных систем в это явление?

ГЛАВА 5

Цветовое зрение

Эта глава посвящена восприятию цвета, проблеме, которая имеет едва ли не самую многолетнюю и противоречивую историю из всех, связанных с такими явлениями, как ощущения и восприятие. Своими знаниями о восприятии цвета мы обязаны не только физиологам и психологам, но и художникам, философам, поэтам и физикам. Причину столь активного интереса к восприятию цвета понять нетрудно. Цвет не только характеристический признак, присущий буквально всем предметам окружающего нас мира и точно определяющий фундаментальные отличия одних поверхностей и объектов от других; для людей он нередко является источником сильного эстетического и эмоционального впечатления, основанного на ассоциациях и предпочтениях. Большинство из нас прежде всего обращают внимание на цвет окружающих предметов. Цвета не просто привлекают к себе наше внимание, но нередко и ошеломляют нас, они украшают мир, придают ему бо́льшую ценность, пробуждают наши эстетические чувства и — что самое важное — являются источниками информации. Благодаря цветам нам легче отличить одну поверхность от другой, они облегчают зрительное обнаружение предметов и их распознавание и нередко являются также и признаком, позволяющим идентифицировать многие объекты, что придает окружающему нас миру необходимую стабильность.

Цель этой главы — рассказать о том, как из отраженного света возникает восприятие мира в цвете Мы расскажем и о том, каким образом зрительная система превращает компоненты лучистой энергии в такое психологическое явление, как цветовосприятие, и о природе цвета. Затем мы опишем и обсудим с помощью примеров, в том числе и экспериментальных, перцептивные эффекты смещения цветов и скоротечные эфекты последовательных образов, обсудим некоторые отдаленные последствия воздействия цветов на наше восприятие. Мы рассмотрим постоянство цветов — тенденцию воспринимать цвета неизменными, несмотря на изменение условий освещенности. Будут представлены основные теории цветового зрения, а также его наиболее распространенные аномалии. В заключение мы опишем и объясним необычные эффекты субъективных цветов: восприятие черно-белых раздражителей как цветных.

Значение цветового зрения

Скорее всего, те виды животных, у которых в результате эволюции развилось цветовое зрение, приобрели и определенные биологические преимущества. Животные, обладающие цветовым зрением, воспринимают не только те признаки окружающих их объектов, которые являются исключительно следствием различной освещенности, — края и границы, но и другие их параметры. Цвет является источником дополнительной информации о различиях между объектами, он делает их более «видимыми» и придает физическую целостность окружающему нас миру. Сравните, если это возможно, изображения на экранах черно-белого и цветного телевизоров. Цветное изображение значительно более информативно. В мире, лишенном цветов, многие особенности поверхностей, такие как текстура и повторяющиеся сочетания элементов, и даже сами объекты останутся незамеченными. В качестве источника подобной информации цветовое зрение — элемент общей адаптивной способности к восприятию структуры поверхностей и объектов, из которых состоит окружающая среда. Как писал Уоллс (Walls, 1963): «Для первых животных, у которых сформировалось цветовое зрение, оно означало жизненно важную разницу между возможностью лишь иногда обнаруживать врагов или пищу на фоне их естественной среды обитания и возможностью делать это *всегда»* (р. 463). В том же духе высказался и Райт (Wright, 1967), предположивший, что примитивный человек использовал цветовое зрение не только для идентификации объектов, но и для «оценки урожая, плодородности земли и для того, чтобы предсказывать погоду по цвету заходящего солнца» (р. 21).

Животные нередко используют цветовое зрение или окраску тела с пользой для себя: и то и другое благоприятствует их выживанию. Цвет играет определяющую роль в брачных играх птиц, когда оперение призвано привлекать особей противоположного пола. Однако не исключено, что характерная окраска возникла в результате эволюции не столько для сексуальной привлекательности, сколько как защита от хищников. Многие животные, на которых охотятся хищники, извлекают пользу из цветового зрения своих врагов: преимущественно окрашенные в природные коричневатые и зеленые тона, они маскируются под среду обитания. Подобный «камуфляж» помогает им прятаться от врагов и избегать встреч с ними. В отличие от них некоторые птицы имеют спасающую их «кричащую» окраску, призванную поражать или дезориентировать нападающего хищника (Baker & Parker, 1979). Примером подобной окраски, решающей проблему выживания диаметрально потивоположным способом, является блестящее, экзотически яркое оранжево-черное оперение питоху — хохлатой мухоловки — маленькой птички, обитающей в Новой Гвинее. В нем, а также в коже птицы содержится в концентрированном виде сильный нервно-паралитический яд, который мгновенно отгоняет любое животное, сто́ит лишь тому лизнуть одно из перьев (Dumbacher et al., 1992). Следовательно, яркое оперение питоху служит скорее не украшением, привлекающим особей противоположного пола, а бросающимся в глаза предостережением потенциальным врагам: «Я очень ядовита, и со мной лучше не встречаться». (Питоху свойствен также сильный кислый запах, и это позволяет предположить, что ее химические защитные средства предупреждают потенциальных врагов, воздействуя не только на их зрительную систему, но и на обоняние.)

Цветовое зрение животных

Несмотря на то что в определенной мере цветовое зрение присуще многим видам животных, оно не только не у всех достаточно хорошо развито, но и нет общих определенных филогенетических тенденций. Цветовое зрение большинства приматов отличается столь высоким уровнем развития, что уступает лишь цветовому зрению птиц или соответствует ему, однако только немногие млекопитающие, принадлежащие к другим видам, имеют столь развитое цветовое зрение. В фундаментальном обзоре, посвященном цветовосприятию млекопитающих, отмечается, что оно в первую очередь высоко развито у приматов, ведущих дневной образ жизни (включая человека и обезьян); что же касается остальных млекопитающих, возможно, большинство из них обладают цветовым зрением в той или иной степени, хотя и преимущественно в рудиментарной форме (Jacobs, 1993). Так, в ограниченной степени цветовое зрение (восприятие цвета) присуще некоторым видам белок (Crescitelli & Pollack, 1965; Michels & Schumaker, 1968), кошкам (Brown et al., 1973; Loop & Bruce, 1978), луговым собачкам (Jacobs & Pulliam, 1973; см. также Neitz et al., 1989) и, возможно, слонам (Gilbert, 1990). Однако в отличие от большинства млекопитающих многие птицы, рыбы, земноводные, рептилии и членистоногие имеют высокоразвитое цветовое зрение (Ingle, 1965; Anstis et al., 1998).

Природа цвета

Восприятие цвета определяется прежде всего длиной волны света, стимулирующего зрительную систему. Свет, способный вызвать у человека цветовое ощущение, имеет строго определенную длину волны: это лучи видимого электромагнитного спектра с длиной волны от 380 до 760 нм. Следовательно, говоря о «синем» или «красном» свете, мы на самом деле имеем в виду коротко- или длинноволновый свет соответственно, который таким образом воздействует на зрительную систему, что вызывает ощущение синего или красного (цветов).

Цветоощущение — это совершенно субъективный результат воздействия на нервную систему отраженного луча, принадлежащего к видимой части спектра и имеющего определенную длину волны. Иными словами, цвета зависят от того, как именно зрительная система интерпретирует световые лучи с разной длиной волны, которые отражаются от предметов и воздействуют на глаз. Лучи света, краски, цветовые фильтры и тому подобное не имеют цвета. Они всего лишь избирательно используют лучистую энергию, испуская или пропусукая через себя лучи с определенной длиной волны, отражая одни из них и поглощая другие. Следовательно, цвет — это продукт деятельности зрительной системы, а не неотъемлемое свойство видимого спектра.

В своем эссе «Лучи не имеют цвета» Райт (Wright, 1963, 1967) дал удачное определение принципиальной разницы между таким физическим параметром, каким является длина волны, и психологическим явлением — цветовым зрением:

> Наши ощущения цвета — внутри нас, и до тех пор, пока нет наблюдателя, воспринимающего цвет, нет и самого цвета. Даже в цепи событий, происходящих между рецепторами сетчатки и зрительной корой, цветов еще нет, они появляются лишь тогда, когда информация получает окончательную интерпретацию в сознании наблюдателя (р. 20).

Итак, предметы окрашены потому, что отражают и посылают нашей зрительной системе световые лучи определенной длины волны. Когда «белый» солнечный свет или свет от источника, расположенного над нашими головами, попадает на поверхность или предмет, некоторые входящие в его состав лучи поглощаются содержащимися в них светочувствительными пигментами, а некоторые отражаются от них. Цвет поверхности или предмета зависит от длины волны того светового луча, который они отражают. Например, свет с длиной волны, равной 580 нм, воспринимается человеком как желтый. Желтым же кажется и лимон, освещенный белым светом. В действительности лимонная кожура желтая потому, что она *поглощает* бóльшую часть видимого спектра, отражая лишь небольшую ее часть — лучи с длиной волны около 580 нм. Аналогично этому свет с длиной волны около 500 нм воспринимается большинством людей как зеленый. В отличие от обоих этих примеров черные туфли потому воспринимаются нами как черные, что поглощают практически весь падающий на них свет, а эта страница — белая, ибо она более или менее равномерно отражает все падающие на нее лучи.

Параметры цвета

Помня о том, с какими стимулами имеет дело цветовое зрение, необходимо иметь в виду и то, что между цветоощущением и физическими параметрами света существует тесная зависимость, поддающаяся количественной оценке. Однако прежде чем приступить к ее описанию, следует вначале идентифицировать параметры раздражителя, от которых зависит цветовое зрение. Как уже отмечалось выше, цвет светового луча определяется его важнейшим физическим параметром — длиной волны. Это было отмечено еще в одном из первых фундаментальных трудов по цветовому зрению — в трактате сэра Исаака Ньютона «Оптика» (Newton,

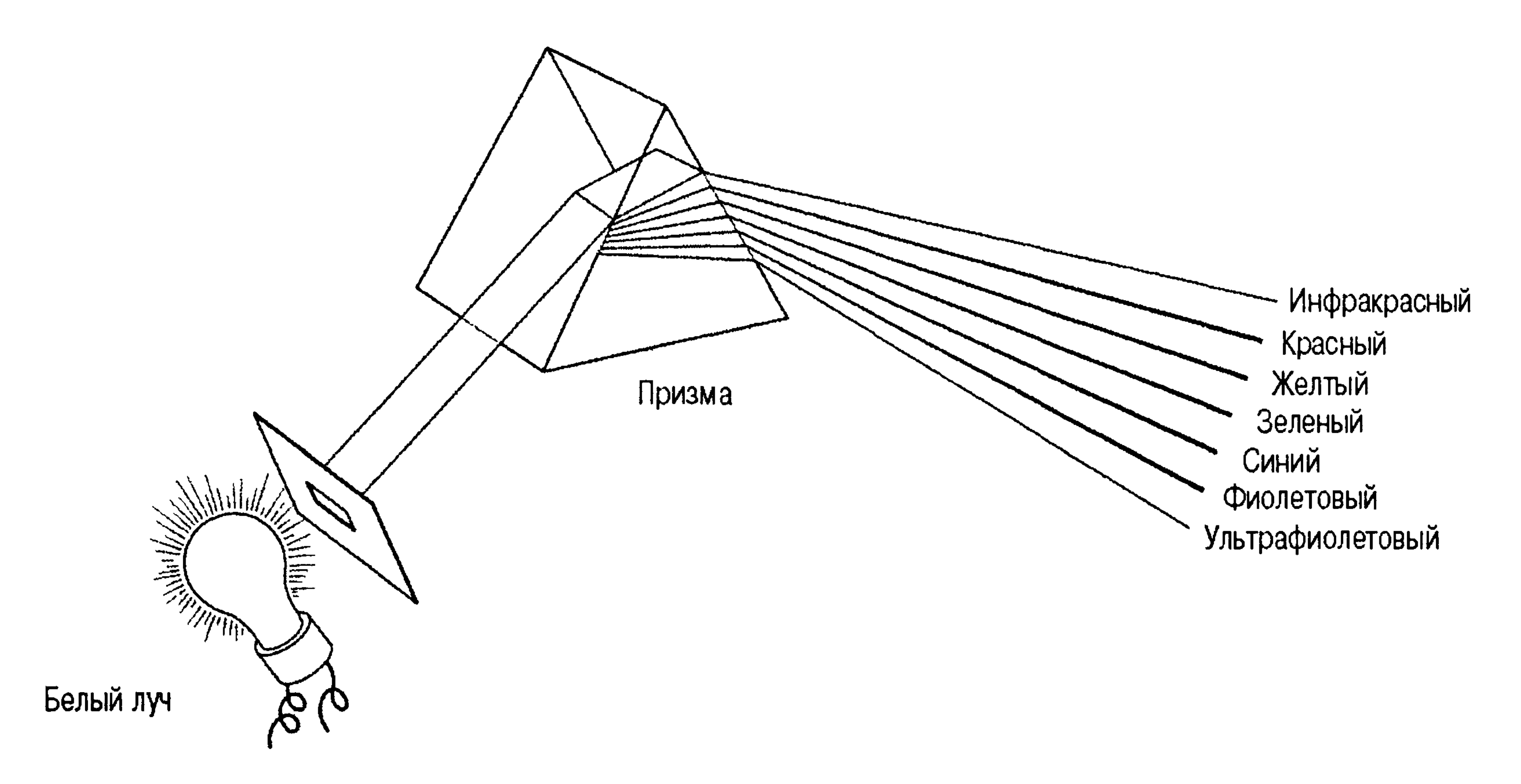


Рис. 5.1. Разложение белого луча на цветные с помощью призмы

Вследствие рефракции белый луч расщепляется на лучи с разной длиной волны, которые зрительно воспринимаются как лучи разных цветов

1704/1952). В XVII в. Ньютон доказал, что при пропускании через призму тонкого бесцветного луча, содержащего все длины волн видимой части спектра, происходит его преломление и расщепление на несколько цветных лучей, каждый из которых характеризуется определенной длиной волны (рис. 5.1).

Степень преломления зависит от длины волны: коротковолновые лучи преломляются в большей степени, чем длинноволновые. Цветовой спектр похож на радугу и включает в себя все лучи — от коротковолновых (синего и фиолетового) до длинноволновых (желтого и красного). С помощью призмы Ньютон разложил белый луч на его *спектральные* составляющие (компоненты) — видимые лучи с разной длиной волны, которые *воспринимаются* как имеющие определенный цвет.

Цветовой тон. Основным и, без сомнения, физическим параметром цвета является длина волны образующего его отраженного света. Однако в действительности ощущение цвета определяется тремя атрибутами света: *длиной волны, интенсивностью* и *спектральной чистотой*. Каждому из этих параметров соответствует свой особый психологический аспект ощущения цвета: *цветовой тон, яркость* и *насыщенность* (табл. 5.1).

Таблица 5.1

Связь между физическими и психологическими параметрами цвета

Физический параметр	Психологический параметр
Длина волны	Цветовой тон
Интенсивность	Яркость
Спектральная чистота	Насыщенность

Понятие цветовой тон соответствует традиционному представлению о цвете. Если цвет имеет узнаваемый спектральный тон, мы воспринимаем его как, скажем, синий, зеленый, желтый или красный. Как правило, цветовой тон определяется длиной волны (табл. 5.2). (Для удобства и простоты мы используем слова *«цветовой тон»* и *«цвет»* как синонимы. Мы также используем названия цветов для обозначения спектральных раздражителей, оказывающих определенные сенсорные воздействия. Однако, говоря, например, о «красном» свете, мы на самом деле имеем в виду те длинноволновые лучи, которые вызывают ощущение красного.)

Осознав существование тесной связи между длиной волны света и ощущением цвета, мы можем понять, почему небо всегда голубое. Этот цвет связан с особенностями отражения света в такой среде, какой является небо, т. е. в среде, содержащей молекулы газов, пары́ воды и мельчайшие твердые частицы (пыль). Когда солнечный свет проходит через атмосферу Земли, молекулы газов *рассеивают* его. Однако они действуют избирательно, и коротковолновый синий свет рассеивается ими в большей степени, чем длинноволновый, в результате чего небо и приобретает голубой цвет. В то же время, если в земной атмосфере содержится много более крупных частиц пыли, они начинают рассеивать длинноволновый свет, и цвет неба становится сероватым, блекнет. Туман и облака кажутся белыми, поскольку они содержат частички льда, которые еще больше по размеру, нежели пылевидные

Таблица 5.2

Названия цветов и соответствующие им длины волн

Приблизительная длина волны, нм	Соответствующий оттенок
380–470	Красновато-синий
470–475	Синий
475–480	Зеленовато-синий
480–485	Сине-зеленый
485–495	Синевато-зеленый
495–535	Зеленый
535–555	Желтовато-зеленый
555–565	Зелено-желтый
565–575	Зеленовато-желый
575–580	Желтый
580–585	Красновато-желтый
585–595	Желто-красный
595–770	Желтовато-красный*

Источник: R. W. Burnham, R. M. Hanes, C. J. Bartleson. *Color: A Guide to Basic Facts and Concepts*. New York: John Wiley, 1953, p. 56.

* Чистый красный тон без всякого желтоватого оттенка подразумевает наличие небольшого количества синего света (400 нм). В соответствии с этим уникальность красного цвета заключается в его «экстраспектральности», т. е. в том, что ни одна длина волны сама по себе не вызывает ощущение красного цвета.

частицы. Эти частички играют роль диффузных рефлекторов и отражают лучи всей видимой части спектра примерно одинаково, что и придает облакам белый цвет. На расстоянии более десяти миль от Земли уже нет никаких частиц, способных рассеивать свет, и небо кажется черным (Mueller & Rudolf, 1966; Riggs, 1965).

Яркость. Любой цвет характеризуется также и **яркостью,** которая зависит от интенсивности. Чем выше интенсивность, тем более ярким кажется цвет. С уменьшением интенсивности яркость уменьшается. Однако при одной и той же интенсивности некоторые цвета, например желтый, кажутся более яркими, чем синий, длина волны которого короче, нежели длина волны желтого цвета. Кроме того, воспринимаемый цветовой тон раздражителя отчасти зависит и от интенсивности последнего. При увеличении интенсивности относительно длинноволнового света, такого, например, как желто-зеленый или желто-красный, он будет казаться не только более ярким, но и «более желтым». Точно так же и коротковолновый свет, воспринимаемый как сине-зеленый и фиолетовый, при увеличении интенсивности начинает казаться синее. Это изменение оттенка в результате изменения интенсивности называется **эффектом Бецольда–Брюкке.**

Насыщенность цвета является психологическим параметром, отражающим относительное *количество* цвета поверхности предмета. Насыщенность связана с физическим параметром, называемым **спектральной чистотой.** Свет с определенной

длиной волны, т. е. *монохроматический* свет, является спектрально *чистым* светом и кажется очень насыщенным. Однако добавление к монохроматическому свету света с другой длиной волны или белого (серого) уменьшает чистоту, и монохроматический свет начинает восприниматься как менее насыщенный. При достаточно сильном «разбавлении» свет утрачивает свойственный ему оттенок и становится серым. Иными словами, уменьшение спектральной чистоты света приводит к «вымыванию» свойственного ему цветового тона. Так, уменьшение спектральной чистоты монохроматического длинноволнового красного света за счет добавления к нему белого или серого сделает его менее насыщенным и придаст ему розоватый оттенок. Розовый цвет можно назвать разбавленным красным. Постепенное уменьшение насыщенности синего цвета иллюстрируется цветной вклейкой 1.

По мере того как чистота глубокого синего цвета уменьшается, он постепенно «разбавляется» и наконец полностью «вымывается», становясь последовательно небесно-голубым, нежно-голубым, а затем и серовато-голубым. В конце концов при сильном разбавлении голубизна полностью исчезает и цвет становится нейтрально-серым.

Трехмерное цветовое веретено. Связь между тремя психологическими параметрами — цветовым тоном, насыщенностью и яркостью — может быть наглядно продемонстрирована с помощью так называемого **трехмерного цветового веретена** (рис. 5.2) или объемной фигуры, представленной на цветной вклейке 2.

Яркость представлена вдоль вертикальной оси и изменяется от белого цвета (верх) до черного (низ). Вертикальная линия, проходящая через центр веретена, представляет разные оттенки серого цвета. Насыщенность показана латерально и изменяется от центра к периферии, причем наиболее насыщенные цвета расположены на кромке центрального круга и в центре вертикальной оси, проходящей между белым и черным. Коническая форма веретена отражает тот факт, что насыщенность максимальна только при невысоких и средних уровнях яркости. Иными словами, насыщенность зависит от яркости. Чем дальше от середины оси яркости (либо светлее, либо темнее), тем меньше становится насыщенность цветового тона, добавление как белого, так и черного «разбавляет» его. Из этого также следует, что ни один слишком яркий или слишком темный цвет не может быть очень насыщенным. В точках, соответствующих вершинам веретена, белому и черному, свет бесцветен.

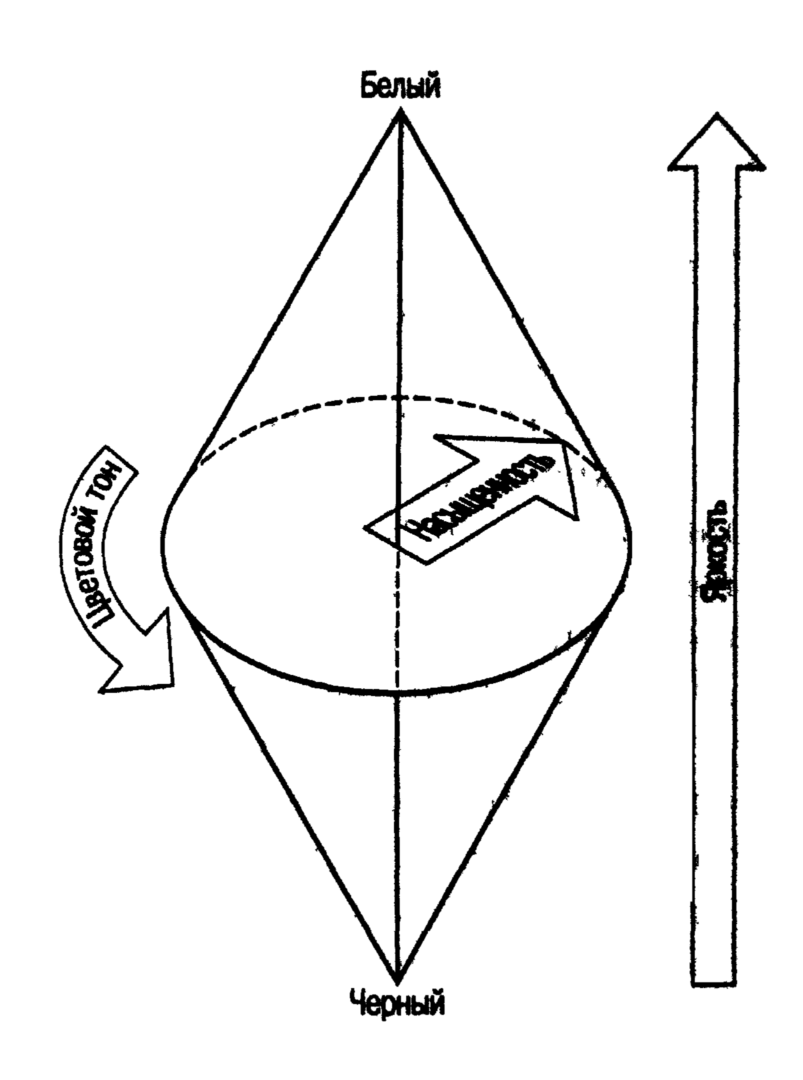


Рис. 5.2. Трехмерное цветовое веретено

Конструкция веретена позволяет обнаружить любое цветоощущение, возможное в пределах трехмерного цветового пространства

Смешение цветов

Как правило, чистые цвета с одной длиной волны — монохроматические цвета — встречаются редко и только в лабораторных условиях. В большинстве случаев воздействующий на глаз свет представляет собой смесь лучей с разной длиной волны. Именно поэтому сейчас важно напомнить читателю о том, о чем уже было сказано в этой главе: цвета, которые мы видим, основаны на реакции зрительной системы на воздействие света с разной длиной волны. Сами по себе длины волн не изменяются при смешении разных лучей Сейчас мы приступаем к изучению двух моделей смешения цветов — *аддитивной* и *субтрактивной*. Поскольку аддитивное смешение цветов имеет непосредственное отношение к пониманию восприятия цвета, мы расскажем о нем более подробно.

Аддитивное смешение цветов

Аддитивная модель предполагает, что при смешении в зрительной системе происходит «смещение» световых лучей с разной длиной волны. Это значит, что речь идет о *наложении* друг на друга результатов воздействия на зрительную систему световых лучей с разной длиной волны. Например, когда на зрительную систему одновременно воздействуют зеленые и красные лучи с длиной волны, равной 530 нм и 650 нм соответственно, результат этого воздействия определяется ими обоими — средневолновым зеленым светом и длинноволновым красным светом. Разработаны и известны определенные правила, или принципы, смешения цветов с разной длиной волны. Некоторые из этих принципов станут понятны из описания двух подходов, один из которых основан на использовании *цветового круга,* а второй, более точный, — на *парных цветах.*

Цветовой круг, комплементарные цвета и метамеры. Некоторые важные явления, связанные с аддитивной моделью смешения цветов, обобщены в **цветовом круге**, представленном на рис. 5.3.

Цветовой круг соответствует центральному кругу трехмерного цветового веретена, изображенного на рис 5.2, и представляет собой его центральное сечение. Спектральные лучи с разной длиной волны и соответствующие им цветоощущения располагаются по окружности центрального круга, а степени насыщенности представлены вдоль их радиусов. По мере увеличения расстояния от окружности до центра насыщенность цвета уменьшается.

Создатели цветового круга намеренно расположили цвета таким образом, чтобы подчеркнуть некоторые закономерности, имеющие принципиальное значение. Каждый цвет имеет свой **комплементарный цвет**, занимающий в цветовом круге диаметрально противоположную позицию. При смешении комплементарных цветов в определенных соотношениях образуется неокрашенная смесь — белая или серая. Па́ры комплементарных цветов могут быть названы «цветами-антагонистами», поскольку они аннулируют влияние друг друга на зрительную систему. Комплементарными цветами являются синий и желтый, красный и сине-зеленый, зеленый и пурпурный. (Обратите внимание на то, что пурпурный лежит вне цветового круга — в «экстраспектральной» области, соответствующей цветам или оттенкам, которые не имеют определенной длины волны, а образуются при смешении спектрально чистых цветов.)

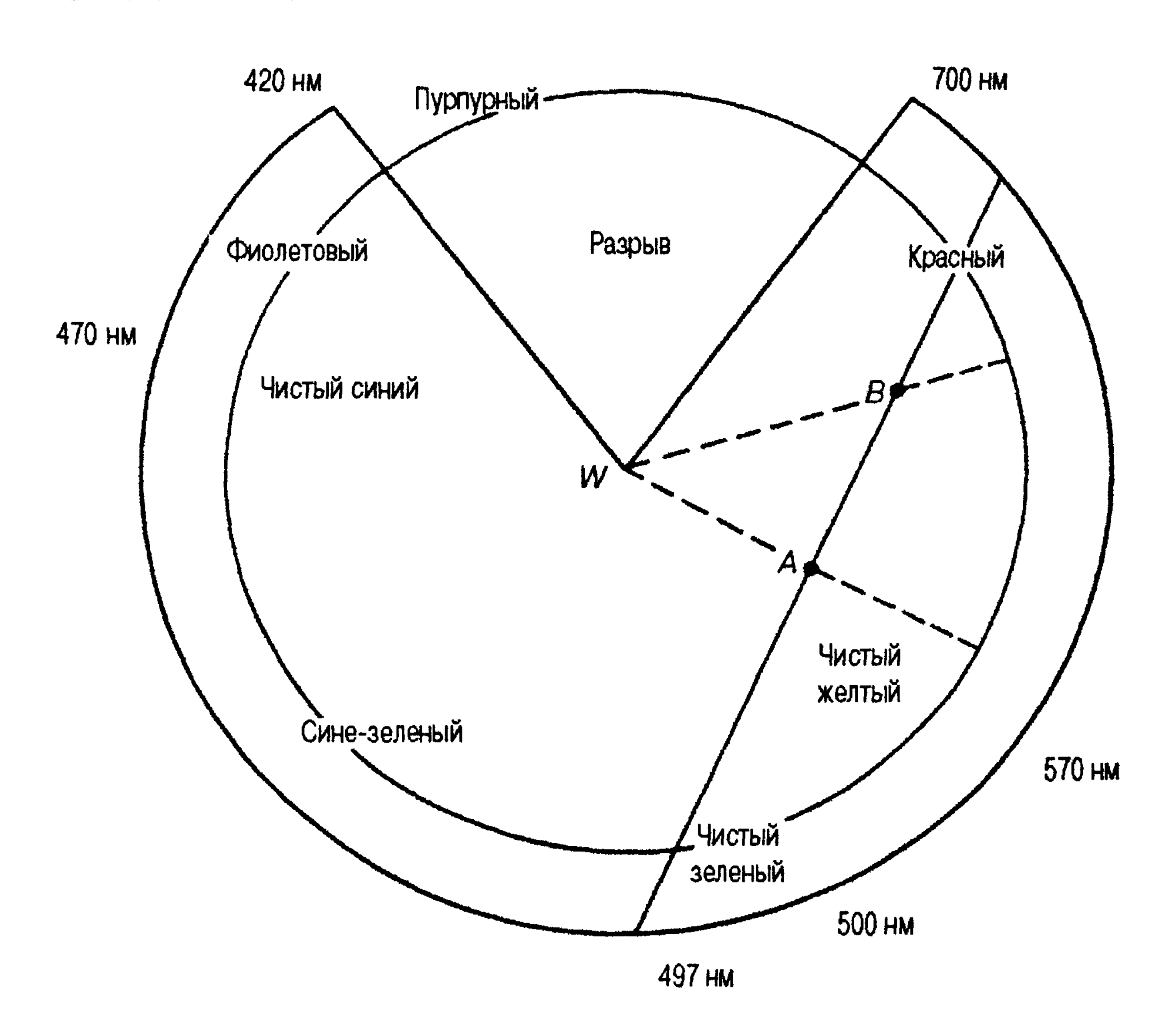


Рис. 5.3. Цветовой круг, соответствующий центральному кругу трехмерного цветового веретена

Смешение цветов, не являющихся комплементарными друг другу, располагаются на цветовом круге между теми цветами, из которых они образованы. Так, если цвета смешивались в равных соотношениях, то образованный ими новый цвет располагается посередине между ними. Примером такой смеси является цвет, обозначенный на рис. 5.3 буквой *А*: цвет, образующийся при смешении равных количеств красного и зеленого, воспринимается как желтый. Иными словами, эта смесь вызывает то же самое ощущение, что и желтый цвет.

Цвета, вызывающие одинаковые зрительные ощущения, но имеющие разную физическую природу, т. е. разную длину волны, называются **метамерами** (в приведенном выше примере метамерами являются желтый цвет и аддитивная смесь красного и зеленого цветов). Иными словами, метамеры — это пáры световых лучей, которые, отличаясь друг от друга длинами волн, одинаково воздействуют на зрительную систему на нейронном уровне, вследствие чего и воспринимаются как один и тот же цвет. В приведенном выше примере смесь красного и зеленого света стимулирует рецепторы цвета точно так же, как их стимулирует спектрально чистый желтый свет, а потому такая смесь воспринимается как «желтая». Подобные спектральные пáры называются *метамерами,* или *метамерными парами,* а цветовое соответствие между ними называется *метамерическим соответствием.* Особенностью спектральных смесей является то, что зрительная система не способна идентифицировать их отдельные компоненты, и такое явление, как метамеризм, это подтверждает. Применительно к нашему примеру это означает, что зеленый и красный свет, воздействуя на зрительную систему одновременно, вызывают ощущение желтого цвета; цветоощущения, связанные с воздействием красного и зеле-

ного света таковых, отсутствуют. С помощью метамеров выявляется важная особенность нейронной стимуляции: чтобы вызвать одинаковые ощущения, раздражители не обязательно должны иметь одну и ту же физическую природу. Если раздражители вызывают одинаковую нейронную реакцию, они будут восприниматься как идентичные.

С помощью цветового круга можно также определить цветоощущения, которые вызывают смеси, содержащие неравные количества исходных цветов. Чтобы примерно указать место результирующего цвета такой смеси на цветовом круге, следует провести прямую, связывающую два компонента, и найти на ней точку, соответствующую тому соотношению, в котором они были смешаны. Положение этой точки дает представление и о цвете смеси, и о его насыщенности. Точка *B* (рис. 5.3) показывает, что если в смеси содержится больше красного, чем зеленого, то в ее результирующем цвете более ярко выражен красный оттенок, чем зеленый.

По насыщенности смесь уступает каждому из ее исходных компонентов. Известно общее правило, согласно которому насыщенность смеси тем меньше, чем дальше друг от друга располагаются исходные компоненты на цветовом круге. Графически это правило иллюстрируется точками *A* и *B* на рис. 5.3. Действительно, любая аддитивная смесь будет восприниматься менее насыщенной и будет лежать ближе к центру цветового круга (область невысокой насыщенности), чем компоненты, из которых она образована.

Цветовые сочетания. Возможности цветового круга, являющегося источником полезных обобщений качественной информации о многих базовых свойствах смесей цветов, все же ограничены. При более строгом подходе к оценке смесей цветов используется система цветовых сочетаний, основанная на *трехкомпонентной* теории цветового зрения. В соответствии с этой теорией, практически любой цвет, за небольшим исключением, может быть получен при смешении в определенной пропорции окрашенного света трех определенных цветов. Эти цвета получили название **основных цветов,** ибо они доказали свою психологическую уникальность и их нелегко разложить на составляющие цветовые компоненты. Хотя обычно в качестве основных цветов выбираются синий, зеленый и красный, при соблюдении следующих условий возможны и различные другие комбинации основных цветов: при смешении двух из них не должен получаться третий, и ни один из этих цветов не должен быть дополнительным другому, т. е. не должен нейтрализовывать влияния ни одного из двух других цветов на зрительную систему. Следовательно, за весьма немногими исключениями, смешением основных цветов в разных соотношениях может быть получено большинство спектральных цветов, в том числе и белый (исключение составляют так называемые металлические цвета — серебряный, золотой и медный). Обратите внимание также и на то, что для достижения очень точного соответствия насыщенным спектральным цветам в некоторых случаях к смеси трех основных цветов необходимо добавить некоторое количество хроматического света (более подробно этот вопрос освещен в работе Wasserman, 1978, Chapter 2). На цветной вклейке 3 представлены некоторые из тех оттенков, которые могут быть получены смешением трех основных цветов. Смесь, образованная равными количествами основных цветов, воспринимается зрительной системой как белая. (См. рис. 5.3, область перекрывания всех цветов.)

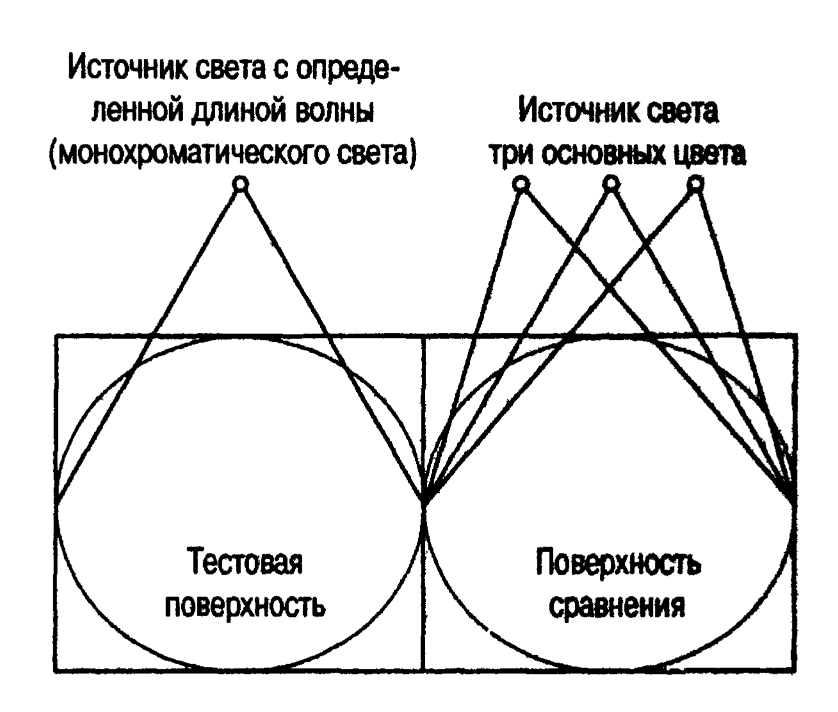


Рис. 5.4. Стимульный дисплей, необходимый для выполнения задания, связанного с подбром цвета, соответствующего цвету тестовой поверхности

Тестовая поверхность освещена светом с определенной длиной волны. Экспериментатор должен подобрать такое соотношение трех основных цветов, при котором цветоощущение от освещенной ими поверхности сравнения будет аналогично цветоощущению, вызываемому тестовой поверхностью

Используя описанный ниже способ, можно создать смесевой аналог большинства спектральных цветов. *Тестовая поверхность* освещена спектральным светом с определенной длиной волны, и задача экспериментатора заключается в том, чтобы подобрать такое соотношение трех основных цветов, при котором *поверхность сравнения* будет освещена светом, вызывающим точно такое же цветоощущение, как и свет, освещающий тестовую поверхность (рис. 5.4).

Этот способ подбора идентичных цветов представляет собой одну из форм метамерного соответствия. Подобное соответствие — исключительно субъективное психологическое явление. Несмотря на то что две поверхности оказывают на зрительную систему одинаковое воздействие и поэтому кажутся окрашенными одинаково, они могут весьма существенно отличаться друг от друга по спектральному составу освещающего их света. Мы убедились в том, что после смешения основных спектральных цветов на поверхности сравнения зрительная система не способна воспринимать их по отдельности. Одного взгляда на смесь цветов недостаточно для того, чтобы определить, из каких спектральных компонентов она образована.

Если воспользоваться описанным выше способом для получения всех монохроматических компонентов спектра, можно построить ряд кривых, аналогичных тем, которые представлены на рис. 5.5, и называемых **кривыми смешения цветов**.

Хотя для трихроматического раздражения (т. е. для получения света, состоящего из лучей с тремя разными длинами волн) можно использовать разные монохроматические лучи, на рис. 5.5 представлены смеси, содержащие синий (длина волны 460 нм, B), зеленый (длина волны 530 нм, G) и красный (длина волны 650 нм, R).

Исходя из того, что психологическое воздействие любого цвета (С) эквивалентно психологическому воздействию трехкомпонентной смеси основных цветов, взятых в определенном соотношении, можно вывести основное уравнение, описывающее суть этого явления:

$$C = xR + yG + zR,$$

где x, y и z — яркостные коэффициенты трех цветов с фиксированными длинами волн (отложенными на ординате рис. 5.5), содержание которых в смеси зависит от того, соответствие какому монохроматическому свету должно быть достигнуто. Например, при правильно выбранных условиях смешения смесь равных количеств

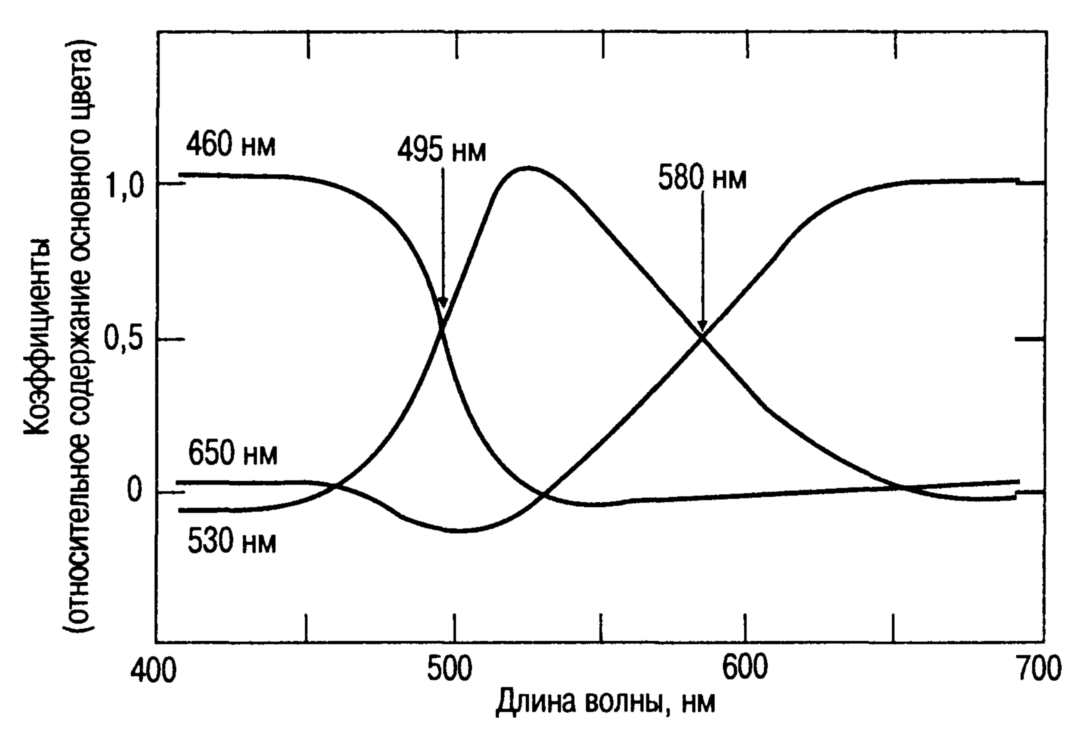


Рис. 5.5. Кривые смешения цветов, показывающие, какой количественный состав смесей трех основных цветов соответствует цвету того или иного монохроматического света

Чтобы получить цветовые тона, соответствующие цветовым тонам коротковолнового света и света, лежащего в длинноволновой части спектра, необходима их предварительная модификация. Отрицательные величины означают, что для получения цвета, соответствующего свету данного светового луча, к нему сначала нужно добавить один из основных цветов. Это необходимо для уменьшения его насыщенности до такого уровня, при котором два других основных цвета могут образовать идентично окрашенную смесь. В данном примере, чтобы получить смесь, аналогичную сине-зеленому свету с длиной волны 495 нм, к последнему пришлось сперва добавить немного красного с длиной волны 650 нм, и лишь после этого синий и зеленый цвета составили соответствующую ему смесь. (*Источник*: Wright, 1928)

красного (650 нм) и зеленого (530 нм), не содержащая синего (460 нм), идеально соответствует желтому (примерно 580 нм). Как уже отмечалось выше, если цвета оказывают одинаковое воздействие на зрительную систему, невозможно сказать, где монохроматический свет, а где — смесь. Цветоощущение, вызываемое желтым цветом с длиной волны 580 нм, аналогично цветоощущению, вызываемому смесью зеленого (длина волны 530 нм) и красного (длина волны 650 нм) цветов.

Помимо цветового круга и метода, основанного на подборе смесей, соответствующих по цвету монохроматическому свету, известны и другие способы доказательства аддитивной природы смесей света разных цветовых тонов. К ним относится и проецирование лучей трех проекторов, снабженных разноцветными фильтрами. Именно таким способом и были получены смеси цветов, представленные на цветной вклейке 3. Цвета, в которые окрашены области взаимного перекрывания лучей, иллюстрируют эффект аддитивного смешения цветов. Так, если смешиваются только красный и зеленый лучи, область их взаимного перекрывания окрашивается в желтый цвет; центр окрашен в белый цвет — это область взаимного перекрывания всех трех лучей (зрительная система воспринимает отраженный свет, посылаемый одновременно всеми тремя лучами).

Еще одним простым способом иллюстрации аддитивного смешения цветов является использование вертушки для смешения цветов, составленной из секторов нескольких вдетых друг в друга цветных кружков (рис. 5.6).

Цветные кружки́ закрепляются таким образом, что наблюдатель, глядя на диск, видит его в цвете, являющемся результатом смешения цветов отдельных секторов,

причем результирующий цвет зависит от размеров секторов. При быстром вращении вертушки компоненты цветов стимулируют зрительную систему, однако индивидуальное восприятие каждого из них невозможно. Наблюдатель видит лишь совершенно однородный цвет аддитивной смеси, зависящий от того, в каком соотношении взяты исходные компоненты.

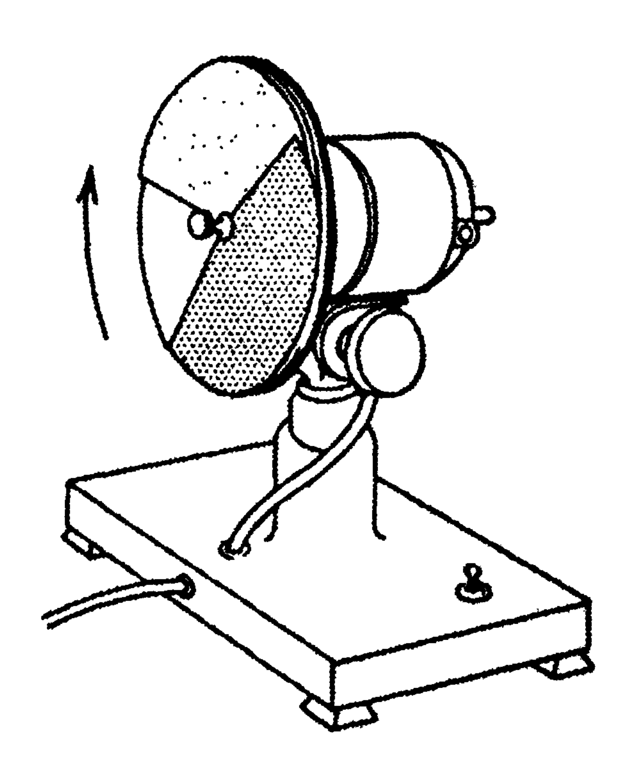


Рис. 5.6. Вертушка для смешения цветов

Художники тоже используют аддитивный метод смешения цветов прямо на холсте. *Пуантилизм*, или *дивизионизм*, — живописная техника, использованная некоторыми французскими импрессионистами (прежде всего Ж. Сёра и П. Синьяком), — не предполагает предварительного смешения красок. Художник наносит на холст разноцветные точки, располагая их рядом. Когда смотришь на такую картину с определенного расстояния, отдельные точки как таковые не видны, а цвета воспринимаются как аддитивные смеси. Пример такой смеси цветов представлен на цветной вклейке.

Возможно, самым известным примером аддитивного смешения цветов является цветное телевидение. Экран обычного цветного телевизора — мозаика близко расположенных друг к другу точек всего лишь трех цветов — как правило, красного, зеленого и синего, индивидуальная интенсивность которых может варьировать (см. цветную вклейку 5).

Цветное изображение возникает на экране благодаря тому, что у каждой точки своя цветовая интенсивность. Поскольку эти точки очень малы, их невозможно рассмотреть с того расстояния, с которого принято смотреть телевизор. Именно поэтому мозаика разноцветных точек, образующих аддитивную смесь, воспринимается как единое целое, а их совместное воздействие вызывает определенное цветоощущение.

Экспериментальное подтверждение

Аддитивная смесь цветов

Хоть в обычной жизни мы не замечаем этого, но желтый цвет на экране цветного телевизора образован маленькими красными и зелеными точками. Чтобы убедиться в этом, рассмотрите желтое пятно на телевизионном экране через лупу. Дискретные точки, которые вы при этом увидите, явно не желтого цвета. Проделав то же самое с белым участком экрана, вы увидите одинаково освещенные синие, красные и зеленые точки, которые и дают вместе ощущение белого цвета. Эти примеры подтверждают то, что было сказано выше об аддитивной смеси цветов.

Субтрактивное смешение цветов

Принцип, лежащий в основе цветового круга и смешения световых лучей разного цвета для получения цветоощущения, вызываемого монохроматическим светом, не может быть использован при смешении пигментов, красок или красителей. По своей

физической природе смеси световых лучей различных цветов и смеси разных пигментов совершенно различны. В первом случае, когда речь идет о смешении света различных цветов, последние взаимно дополняют друг друга и каждый «добавляет» в смесь свою доминирующую волновую длину. Это *аддитивный* процесс в том смысле, что когда такая смесь воздействует на глаз, нервная система суммирует индивидуальные нейронные эффекты каждого исходного цвета.

Субтрактивная модель смещения цветов отличаются от аддитивной, и чтобы понять ее природу, необходимо вспомнить то, о чем было сказано в начале этой главы, а именно, что цвет той или иной поверхности зависит от длины волны поглощаемого и отражаемого ею света. Следовательно, когда свет попадает на окрашенную цветной краской поверхность, содержащиеся в краске пигменты избирательно поглощают, или *«изымают»*, из него лучи с определенной длиной волны, а остальные лучи отражают, что и придает краске ее уникальный, присущий только ей цвет. Синяя поверхность воспринимается как синяя потому, что синий пигмент поглощает, или «изымает», из падающего на нее светового потока все монохроматические лучи, кроме того, который воспринимается нами как синий. Иными словами, когда на поверхность падает неокрашенный свет, содержащиеся в нем лучи с длиной волны, соответствующей синему цвету, отражаются от нее, и глаза наблюдателя воспринимают их, а лучи с другими длинами волн преимущественно поглощаются. Аналогично и при смешении двух красок происходят процессы совместного поглощения, или «изъятия», и отражения только тех спектральных лучей, которые способны отражать оба компонента (цветная вклейка 6).

Между субтрактивным и аддитивным смешениями существует принципиальное различие, связанное с тем, где именно — непосредственно на сетчатке или вне ее — происходит сам процесс смешения. В случае аддитивного смешения световые лучи смешиваются при попадании в глаза, иными словами, суммация возбуждений, вызываемых светом с разной длиной волны, происходит в зрительной системе. Что же касается субтрактивного смешения, то здесь возникает противоположная ситуация: компоненты сначала смешиваются на палитре или в какой-либо специальной емкости, при этом происходит абсорбция света с определенной длиной волны, вследствие чего отражаются и воздействуют на зрительную систему лишь непоглощенные лучи видимой части спектра. В качестве другого примера, иллюстрирующего разницу между аддитивным и субтрактивным, рассмотрим знакомые комплементарные цвета — синий и желтый (рис. 5.7).

При аддитивном смешениии двух световых лучей — синего и желтого — благодаря суммации их воздействий зрительной системой воспринимается как серая (рис. 5.7, *а*), а в случае субтрактивного смешения смесь синего и желтого пигментов (рис. 5.7, *б*), в которой совмещены их абсорбционные свойства, отражает преимущественно зеленые лучи и поэтому воспринимается как зеленая. Конкретно эти особенности выражаются в том, что желтый пигмент первого фильтра поглощает («изымает») преимущественно коротковолновый свет (синий, фиолетовый) и пропускает средне- и длинноволновый, который и попадает на синий пигмент второго фильтра, абсорбирующий в первую очередь длинноволновый свет (желтый, оранжевый и красный) и пропускающий средне- и коротковолновые лучи. В результате непоглощенными оказываются лишь световые лучи со средней дли-

ной волны, и именно они, отражаясь от проекционного экрана и воздействуя на зрительную систему наблюдателя, вызывают ощущение зеленого цвета. Короче говоря, комбинация желтого и зеленого пигментов поглощает все световые лучи, кроме тех, которые воспринимаются как зеленые.

На практике трудно точно предсказать результирующий цвет той или иной смеси пигментов, значительно труднее, чем предсказать цвет аддитивной смеси. Причина этого заключается в том, что для субтрактивных смесей пигментов необходимо точно знать, свет с какой длиной волны поглощает каждый компонент. Однако на абсорбционную способность наиболее распространенных пигментов заметное влияние оказывают их строение и свойства, как химические, так и физические, и чтобы получить исчерпывающую информацию о пигменте, его необходимо детально изучить. Следующий раздел посвящен *последовательным образам* — явлению, которое непосредственно связано с принципами, лежащими в основе смешения цветов.

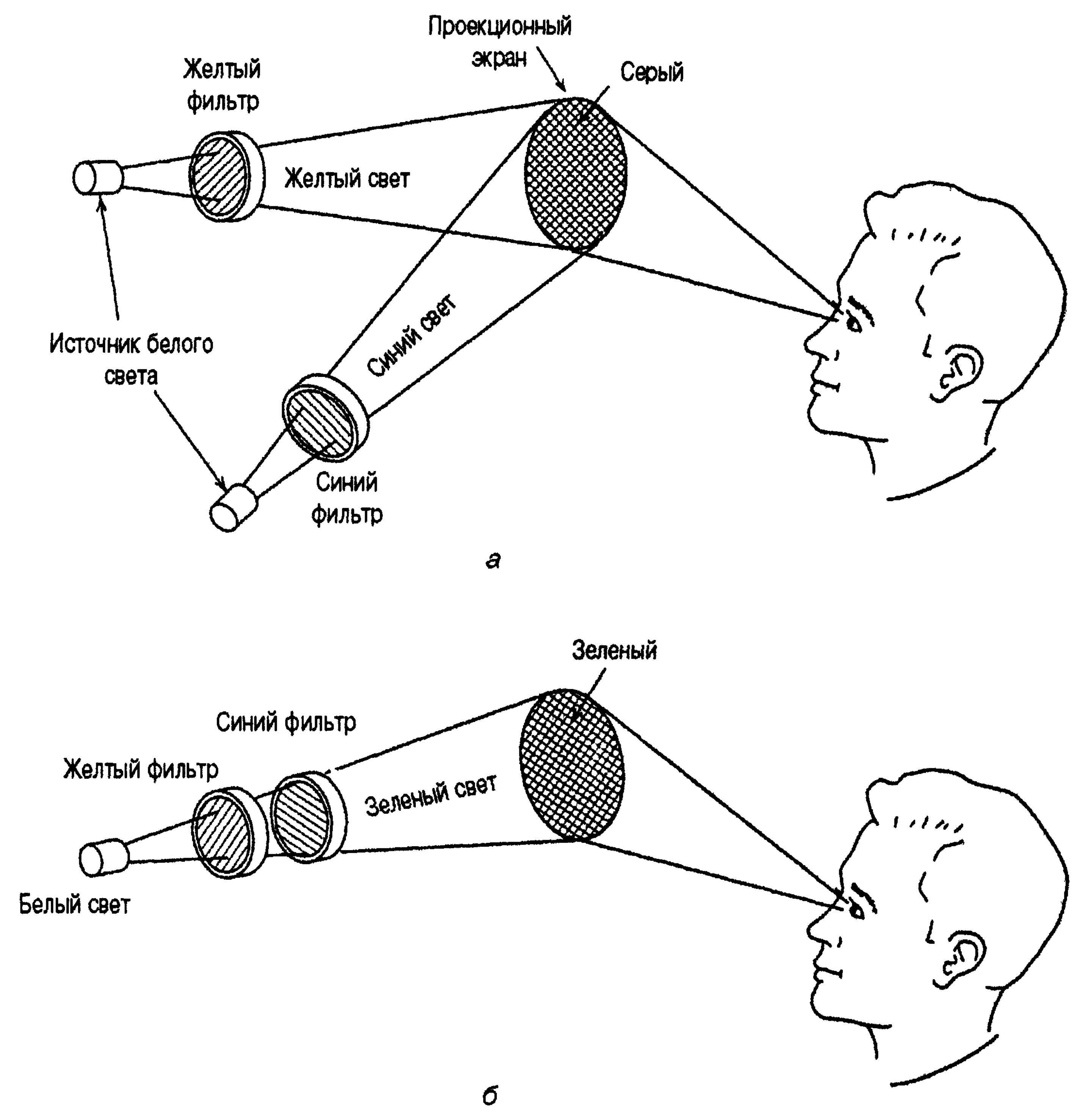


Рис. 5.7. *а* – аддитивное смешение: смесь комплементарных синего и желтого света, отражаясь от поверхности экрана, на который проецируется, воспринимается зрительной системой как серая. *б* – субтрактивное смешение: смесь желтого и синего цветов кажется зеленой. (Обратите внимание на то, что роль пигментов в данном эксперименте играют фильтры)

Последовательные образы

Последовательными образами называется форма проявления последствий воздействия визуальных раздражителей после того, как само их физическое воздействие прекратилось. Наиболее распространенный способ продемонстрировать последовательный образ — попросить испытуемого в течение 30–60 с рассматривать какой-либо предмет, а затем перевести взгляд на любую другую поверхность. Известны последовательные образы двух типов. Менее распространенным и более быстротечным последовательным образам, называемым *положительными последовательными образами,* свойственно то же соотношение яркости черного и белого и те же цвета, что и исходному физическому раздражителю. Положительные последовательные образы обычно возникают после непродолжительной и активной стимуляции адаптированного к темноте глаза (так называемый «эффект вспышки»). То, что чаще возникают *отрицательные последовательные* или *комплементарные* (если используются цветные стимулы) образы, объясняется относительной стойкостью этих образов в «обращенном» виде — черное, белое и цветное предстают, как на негативе фотографии.

Представленный ниже материал — это преимущественно описание экспериментов к рис. 5.8 и некоторым цветным вклейкам, подтверждающим ряд важных явлений цветовосприятия.

Экспериментальное подтверждение

Отрицательный последовательный образ

Отрицательный последовательный образ может быть получен с помощью рис. 5.8. В течение примерно 30 с пристально всматривайтесь в точку на белом профиле, после чего переведите взгляд на точку на белом квадрате справа. Вы увидите в белом квадрате отрицательный последовательный образ, т. е. вместо белого профиля вы увидите темный.

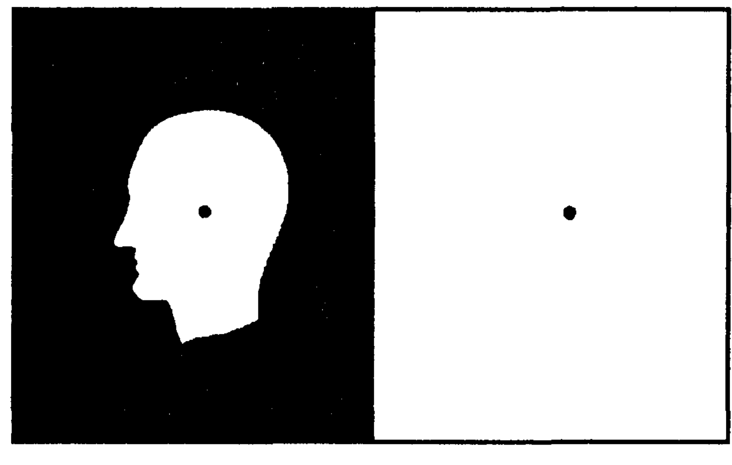


Рис. 5.8.

Цветовая адаптация: цветовой контраст и комплементарные последовательные образы

Цветовая адаптация, вызванная воздействием какого-либо определенного цвета, может уменьшить чувствительность зрительной системы к этому цвету. Избирательная цветовая адаптация приводит к следующему необычному эффекту. Если в течение примерно 30 с пристально рассматривать окрашенный предмет, а затем

перевести взгляд на нейтральную поверхность — белую или серую — или на поверхность, окрашенную в какой-либо другой цвет, отличный от цвета раздражителя, возникнет отрицательный последовательный образ, т. е. исходный раздражитель предстанет окрашенным в свой комплементарный цвет. Это явление, называемое **последовательным цветовым контрастом,** приводит к возникновению **комплементарного последовательного образа,** т. е. отрицательного последовательного образа, окрашенного в цвет, комплементарный тому, в который был окрашен исходный раздражитель.

Экспериментальное подтверждение

Последовательный цветовой контраст

Если вы выполните приведенные выше рекомендации, то увидите комплементарный *последовательный образ* знакомого предмета, для которого характерно определенное сочетание цветов.

Стойкость дополнительного последовательного образа зависит от интенсивности и продолжительности цветовой адаптации. Как правило, подобные последовательные образы сохраняются достаточно долго (секунд 20 или дольше), и этого времени достаточно для того, чтобы «спроецировать» их на окрашенные поверхности. При этом комплементарный последовательный образ сливается с новой окрашенной поверхностью, вызывая ощущение какого-то одного смешанного цвета. Как следует из цветной вклейки 8 и описанного ниже эксперимента, с помощью окрашенного в комплементарный цвет последовательного образа могут быть получены неожиданные, поразительные цветовые эффекты.

Экспериментальное подтверждение

Адаптация и дополнительные последовательные образы

В течение 30 с всматривайтесь в синий квадрат в левой части цветной вклейки 8, а затем переведите взгляд на крестик, нарисованный на желтой поверхности справа (желтый и синий цвета являются комплементарными цветами). Желтая поверхность покажется вам окрашенной в исключительно интенсивный, «сверхнасыщенный» цвет. В данном случае комплементарный последовательный образ синего квадрата (т. е. желтый) «спроецирован» на желтую поверхность, в результате чего и возникло ощущение сверхнасыщенного желтого цвета. Иными словами, чувствительность любого участка сетчатки к желтому цвету может быть увеличена его продолжительной стимуляцией синим цветом.

Экспериментальное подтверждение

Адаптация и уменьшение насыщенности цвета

Цветная вклейка 9 иллюстрирует противоположный эффект адаптации. Выполнив соответствующие рекомендации, вы убедитесь в том, что результатом продолжительного воздействия какого-либо цвета на определенный участок центральной ямки является *потеря* чувствительности к этому цвету. Иными словами, участок сетчатки, подвергшийся чрезмерной стимуляции, *адаптируется,* или «утомляется», в результате чего цвет начинает казаться менее насыщенным. Цветная вклейка 9 показывает также, что уменьшение насыщенности цвета (потеря цветовой чувствительности) происходит без очевидного или немедленного восприятия изменения насыщенности цвета.

Аналогичные эффекты наблюдаются и в случае **одновременного цветового контраста,** который иногда называют также *пространственной индукцией дополнительности.* После продолжительной фиксации взгляда на окрашенном предмете, расположенном на нейтральном или сером фоне, участки фона, непосредственно примыкающие к объекту, начинают казаться слегка окрашенными в цвет, комплементарный тому, в который окрашен предмет. Отчасти это объясняется тем, что продолжительная стимуляция приводит к потере раздражителем насыщенности своего цвета, сопровождающейся индуцированием цвета комплементарного ему. Поскольку даже во время фиксации взгляда глаза совершают непроизвольные микродвижения, образ стимула на сетчатке не неподвижен и вокруг него возникает ореол комплементарного цвета.

Экспериментальное подтверждение

Одновременный цветовой контраст

Для экспериментального подтверждения существования одновременного цветового контраста можно воспользоваться цветными вклейками 10 и 11.

В течение примерно 30 с всматривайтесь в крестик в центре круга (цветная вклейка 10), и вы увидите по краям круга легкий желтый ореол.

На цветной вклейке центральный квадрат и фон окрашены в комплементарные цвета – в красный и сине-зеленый соответственно. После пристального рассматривания в течение 30 с крестика в центре красного прямоугольника вы увидите по краям красного прямоугольника «свечение» сверхнасыщенного тона.

Эффект принадлежности цвета

Восприятие цвета любого предмета зависит также от того, насколько хорошо он знаком человеку, и от тех ассоциаций, которые он вызывает. Это утверждение особенно справедливо для тех случаев, когда возникает необходимость составить смеси, цвет которых соответствует цвету стимулов, имеющих характеристические признаки и форму, ассоциирующиеся с объектами, всегда окрашенными в один и тот же цвет. В качестве примера можно привести восприятие серого цвета стимула, имеющего форму банана, как слегка желтоватого, а имеющего форму листа — как слегка зеленоватого. Влияние знакомства с предметом и предшествующего опыта человека на восприятие им очевидного цвета связано с тем, что Эвальд Геринг назвал **эффектом принадлежности цвета** (*memory color*) (Hering, 1920).

Классические исследования эффекта принадлежности цвета выполнены Дункером (Duncker, 1939). Испытуемым последовательно предъявляли силуэты листа дерева и ослика, вырезанные из одного и того же зеленого фетра. При этом испытуемые не знали, что силуэты освещаются красным светом (источник света был спрятан), комплементарным цвету, в который был выкрашен фетр. Благодаря этому каждый силуэт отражал одинаковый, казавшийся серым свет. Благодаря влиянию эффекта принадлежности цвета предшествующий опыт испытуемых, связанный с теми предметами, с которыми у них ассоциировалась форма силуэтов, сказывался при определении ими цветов. Это влияние проявлялось в том, что силуэт листа,

как правило, зеленого, казался испытуемым более зеленым, чем силуэт ослика, типичный цвет для которого — серый. Составление смесей из красного и зеленого света показало, что при составлении смеси, соответствующей кажущемуся цвету листа, требовалось в два раза больше зеленого компонента, чем при составлении смеси, соответствующей кажущемуся цвету ослика. Иными словами, несмотря на то, что оба силуэта — и ослика, и листа — имели одинаковую серую окраску (отражали одинаковый серый свет), силуэт листа благодаря влиянию эффекта принадлежности цвета казался им более зеленым, чем силуэт ослика. Очевидный вывод из сказанного выше заключается в том, что приобретенные в результате предшествующего опыта и связанные с формой и цветом ассоциации — результат эффекта принадлежности цвета — оказывают сильное влияние на восприятие цвета. Опыты Дункера были многократно повторены в разных вариантах другими исследователями, подтвердившими его основные результаты (Delk & Fillenbaum, 1965; Epstein, 1967; Goldstone, 1995).

Уайт и Монтгомери изучали связь между эффектом принадлежности цвета и последовательными образами (White & Montgomery, 1976). Для создания у наблюдателей последовательных образов они предъявляли им либо рисунок, похожий на флаг (например, изображение американского флага в его комплементарных цветах — с черными звездами, оранжево-желтым фоном и сине-зелеными полосами), либо рисунок прямоугольника с чередующимися синими и зелеными полосами, идентичными полосам на флаге (см. цветную вклейку 7). Затем испытуемые должны были с помощью дисплея подобрать смеси, соответствующие цветам последовательных образов. Как правило, комплементарные последовательные образы полос на изображении флага казались испытуемым более красными, чем полосы на полосатом прямоугольнике. Эти результаты свидетельствуют о том, что эффект принадлежности цвета играет определенную роль и в последовательных образах: на последовательные образы знакомых предметов влияют цвета, традиционно присущие последним.

Константность восприятия цвета

Теперь мы уже знаем, что цвет объекта определяется прежде всего длиной волны света, отражающегося от его поверхности. Однако в реальных условиях цвет объекта зависит не только от длины волны отражаемого им света, но и от того света, который его освещает. При изменении спектрального состава падающего света, т. е. при изменении условий освещения предмета, изменится и отражаемый им свет. Чтобы убедиться в справедливости этих слов, не нужны никакие специальные эксперименты. Желтоватый свет знакомой всем электрической лампочки с вольфрамовой нитью накаливания (в нем преобладают длинноволновые лучи) заметно отличается от голубоватого света люминесцентных ламп (в нем преобладают коротковолновые лучи), и оба они совсем не похожи на естественный солнечный свет, содержащий примерно в равном количестве все длины волн, образующие видимую часть спектра. Следовательно, может показаться, что и воспринимаемый нами цвет любого предмета тоже будет изменяться в зависимости от того, каким светом он

освещается. Однако в известных пределах предметы и поверхности сохраняют присущий им цвет при изменении спектрального состава падающего на них света. Иными словами, хотя спектральный состав света, отражающегося от поверхности предмета, на самом деле и изменяется при изменении спектрального состава падающего света, мы, как правило, не замечаем никаких изменений его цвета, а если и замечаем, то лишь очень незначительные. Явление, в соответствии с которым цвет предмета остается *постоянным*, несмотря на изменение спектрального состава падающего на него света, называется **константностью восприятия цвета.**

Мы настолько привыкли к константности цветовосприятия, что обычно не осознаем ее. Однако ее существование нетрудно доказать, используя некоторые цвета, упомянутые в этой главе. Зеленая поверхность воспринимается одинаково независимо от того, каким светом она освещается, — электрическим или люминесцентным, а это значит, что в данном случае имеет место константность цветовосприятия. Но если смотреть на ту же зеленую поверхность через «искусственный зрачок» — крошечное отверстие в непрозрачном картоне, через которое не видно ничего, кроме этой зеленой поверхности, — выяснится, что ее цвет зависит от спектрального состава падающего света: при люминесцентном свете она будет казаться сине-зеленой, а при электрическом — желто-зеленой. При подобных ограниченных возможностях зрительного восприятия константность цветовосприятия исчезает.

Факторы, влияющие на константность цветовосприятия

Пока что наука не располагает исчерпывающим объяснением такого явления, как константность цветовосприятия, но нам известны по меньшей мере два связанных между собой перцепивных фактора, оказывающих на нее существенное влияние.

Влияние фона. Приведенный выше пример с «искусственным зрачком» показывает, что зрительная система способна учитывать и компенсировать изменения спектрального состава падающего света, влияющие в равной мере на все то, что в данный момент находится в поле зрения человека. Следовательно, чтобы константность цветовосприятия «сработала», изменение спектрального состава падающего света, сопровождающее, например, переход от естественного солнечного света к искусственному, электрическому или люминесцентному, освещению, должно сказаться на всем, что воспринимается зрительной системой. Это вполне понятно, ибо в обычных условиях предметы и поверхности, на которых они располагаются, воспринимаются нами не по отдельности, а в комплексе. Естественные изменения в освещенности обычно сказываются на всех предметах и поверхностях, а не на каком-то ограниченном, изолированном участке. Изменения общей освещенности, которые оказывают влияние только на какой-либо один предмет или на небольшой, изолированный участок, возможны лишь в искусственных, лабораторных условиях.

Цветовая адаптация. Вторым фактором, который может влиять на константность цветовосприятия, является *цветовая адаптация*, т. е. привыкание зрительной системы к тем длинам волн, которые доминируют в свете, испускаемом данным источником освещения. Если помещение освещается электрической лампой с вольфрамовой нитью накаливания, зрительная система вскоре становится менее чувствительной к доминирующим в ее свете длинноволновым лучам. Неадапти-

рованная к электрическому свету зрительная система воспринимает белый лист бумаги как желтоватый. Иными словами, зрительная система адаптируется к желтоватому свету, испускаемому вольфрамовой нитью накаливания, в результате чего он начинает казаться менее желтоватым. Возможна также и адаптация к свету люминесцентных ламп, в котором преобладают коротковолновые лучи, и результатом такой адаптации становится уменьшение чувствительности к коротковолновому голубоватому свету. Вследствие цветовой адаптации зрительная система компенсирует воздействие любых лучей — длинно- или коротковолновых, доминирующих в искусственном свете. Эта относительная нечувствительность к доминирующим длинам волн падающего света уменьшает или полностью исключает их влияние на восприятие цветов — производит сенсорную коррекцию, результатом чего и является константность цветовосприятия. Что же касается нейронных процессов, лежащих в основе константности цветовосприятия, то можно предположить, что в них участвует специализированная зона коры головного мозга, не связанная с нейронным механизмом цветовосприятия как таковым. Подобная точка зрения подтверждается данными о том, что лица с определенными повреждениями коры головного мозга и нарушенной константностью цветовосприятия нередко без труда различают цвета и называют их (Ruttiger et al., 1999). Однако реальный нейронно-кортикальный механизм константности цветовосприятия пока неясен.

Значение константности цветовосприятия

Константность цветовосприятия (наряду с другими константностями, которые будут описаны ниже) оказывает весьма заметное влияние на то, что мы воспринимаем окружающую среду как нечто стабильное. Представьте себе, как трудно было бы узнавать предметы, если бы их цвет изменялся всякий раз, когда изменяется характер освещения. Нам пришлось бы по-разному называть цвета одного и того же предмета в зависимости от того, какие длины волн преобладают в падающем на него свете. В подобной ситуации мы скорее были бы вынуждены не пользоваться сенсорными впечатлениями, получаемыми благодаря цветовому зрению, а напротив — либо игнорировать, либо подавлять их.

Хотя константность цветовосприятия позволяет нам компенсировать изменения в освещенности, связанные с тем, что искусственный свет, получаемый от разных источников, имеет разный спектральный состав, не исключено, что в процессе эволюции она возникла для компенсации изменения освещенности в естественных условиях. Иными словами, она, возможно, приспособлена к сравнительно небольшим изменениям в освещенности, связанным с изменениями цвета солнца от его восхода до заката (и зависящими от атмосферных условий): восходящее солнце — красное, в полдень оно яркого желто-оранжевого цвета, а в сумерки — иногда голубоватое, а иногда — темно-красное, багровое.

Константность цветовосприятия имеет свои пределы. Нередко мы прекрасно осознаем, что изменение освещенности привело к изменению цвета. Так, мы с огорчением замечаем, что ткань, которая при свете люминесцентной лампы была небесно-голубой, на солнце выглядит совсем по-другому. Вот почему знающие об этом люди покупают цветные ткани только после того, как посмотрят на них при разном освещении.

Теории цветового зрения

Известно немало теорий, пытавшихся объяснить различные явления, связанные с цветовым зрением. Современному состоянию науки более других соответствуют две теории, которые правильнее было бы назвать не «теориями», а «различными уровнями объяснения феномена цветовосприятия»: трехкомпонентная теория цветового зрения и оппонентная теория процессов цветовосприятия.

Трехкомпонентная теория цветового зрения (теория Юнга—Гельмгольца)

Свойства спектральных смесей цветов позволяют предположить, что для сетчатки характерны определенные структурные, функциональные и нейронные механизмы. Поскольку все цвета видимого спектра могут быть получены простым смешением в определенном соотношении всего лишь трех цветов с определенными длинами волн, можно предположить, что в сетчатке человеческого глаза присутствуют рецепторы трех соответствующих типов, каждый из которых характеризуется определенной, отличной от других, спектральной чувствительностью.

Основы трехкомпонентной теории цветовосприятия были изложены в 1802 г. английским ученым Томасом Юнгом, известным также участием в расшифровке египетских иероглифов. Дальнейшее развитие эта теория получила в трудах Германа фон Гельмгольца, который высказал предположение о существовании рецепторов трех типов, отличающихся максимальной чувствительностью к синему, зеленому и красному цветам. По мнению Гельмгольца, рецепторы каждого из этих трех типов наиболее чувствительны к определенным длинам волн и соответствующие этим длинам волн цвета воспринимаются глазом как синий, зеленый или красный. Однако избирательность этих рецепторов относительна, ибо все они в той или иной степени способны к восприятию и других компонентов видимого спектра. Иными словами, в известной мере имеет место взаимное перекрывание чувствительностей рецепторов всех трех типов.

Суть **трехкомпонентной теории цветового зрения**, нередко называемой **теорией Юнга—Гельмгольца,** заключается в следующем: для восприятия всех цветов, присущих лучам видимой части спектра, достаточно рецепторов трех типов. В соответствии с этим наши цветоощущения — результат функционирования трехкомпонентной системы, или рецепторов трех типов, каждый из которых вносит в них свой определенный вклад. (Заметим в скобках, что хотя эта теория в первую очередь связана с именами Юнга и Гельмгольца, не менее существенный вклад в нее внесли ученые, жившие и работавшие до них. Вассерман (Wasserman, 1978) особо подчеркивает роль Исаака Ньютона и физика Джеймса Клерка Максвелла.)

***S*-, *M*- и *L*-колбочки.** Тот факт, что на уровне сетчатки существует трехкомпонентная рецепторная система, имеет неопровержимые психологические доказательства. В сетчатке содержатся колбочки трех видов, каждый из которых обладает максимальной чувствительностью к свету с определенной длиной волны. Подобная избирательность связана с тем, что в этих колбочках содержатся *фотопигменты* трех видов. Маркс и его коллеги изучили абсорбционные свойства фотопигментов, содержащихся в колбочках сетчатки обезьяны и человека, для чего их

выделили из отдельных колбочек и измерили абсорбцию световых лучей с разной длиной волны (Marks, Dobelle, MacNichol, 1964). Чем активнее пигмент колбочки поглощал свет с определенной длиной волны, тем избирательнее колбочка вела себя по отношению к данной длине волны. Результаты этого исследования, графически представленные на рис. 5.9, показывают, что по характеру поглощения спектральных лучей колбочки делятся на три группы: колбочки одной из них лучше всего поглощают коротковолновый свет с длиной волны примерно 445 нм (они обозначены буквой *S*, от *short*); колбочки второй группы — средневолновый свет с длиной волны примерно 535 нм (они обозначены буквой *M*, от *medium*) и, наконец, колбочки третьего типа — длинноволновый свет с длиной волны примерно 570 нм (они обозначены буквой *L*, от *long*).

Более поздние исследования подтвердили существование трех фоточувствительных пигментов, каждый из которых был обнаружен в колбочках определенного типа. Эти пигменты максимально адсорбировали световые лучи с теми же длинами волн, что и колбочки, результаты изучения которых представлены на рис. 5.9 (Brown & Wald, 1964; Merbs & Nathans, 1992; Schnapf, Kraft & Baylor, 1987).

Однако рассмотрим взаимное перекрывание абсорбционных кривых, представленных на рис. 5.9. Это перекрывание свидетельствует о том, что каждый фотопигмент поглощает относительно широкую часть видимого спектра. Колбочковые фотопигменты, максимально поглощающие средне- и длинноволновый свет (фотопигменты *M*- и *L*-колбочек), чувствительны по отношению к большей части видимого спектра, а колбочковый пигмент, чувствительный к коротковолновому свету (пигмент *S*-колбочек), реагирует меньше чем на половину волн, входящих в спектр. Следствием этого является способность волн разной длины стимулировать более одного вида колбочек. Иными словами, световые лучи с разными длинами волн активируют колбочки разных видов по-разному. Например, из рис. 5.9 следует, что свет с длиной волны 450 нм, попадая на сетчатку, оказывает сильное влияние

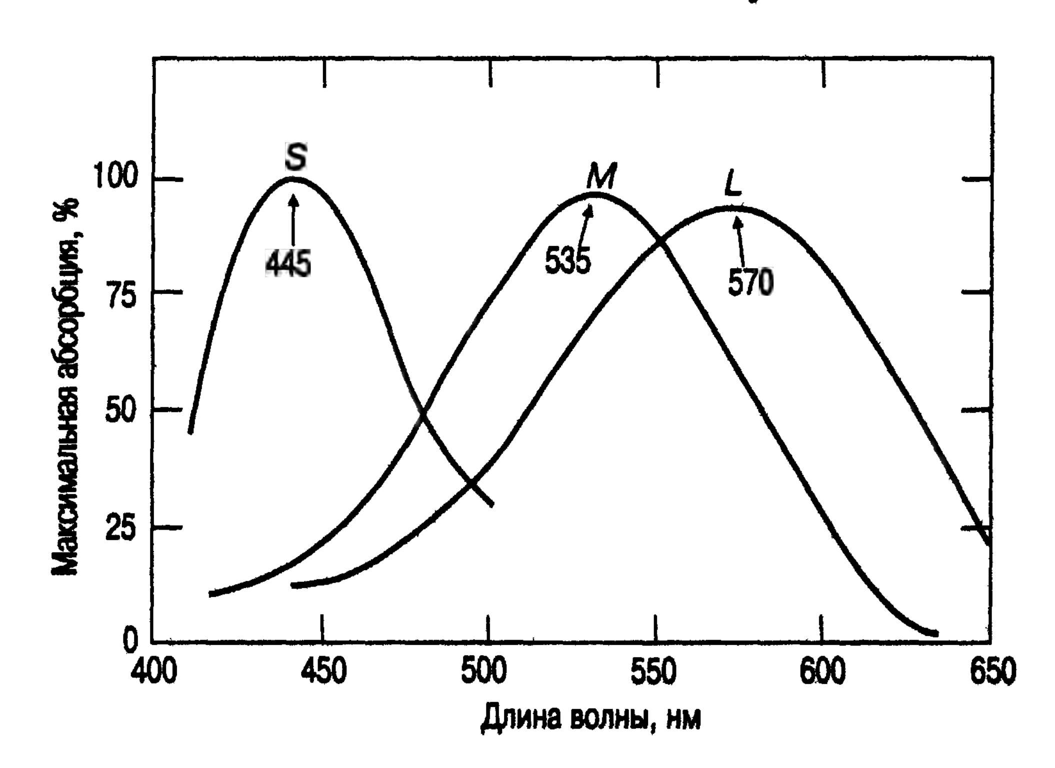


Рис. 5.9. Абсорбционные кривые

Обратите внимание на то, что колбочки всех трех типов поглащают световые лучи с длинами волн, лежащими в весьма широком диапазоне, и что их абсорбционные кривые накладываются друг на друга. Иными словами, многие длины волн активируют колбочки разных видов

на колбочки, способные абсорбировать коротковолновый свет, и значительно меньшее — на колбочки, селективно абсорбирующие средне- и длинноволновый свет (вызывая ощущение синего цвета), а свет с длиной волны, равной 560 нм, активирует только колбочки, избирательно абсорбирующие средне- и длинноволновый свет, и вызывает ощущение зеленовато-желтого цвета. На рисунке это не показано, но белый луч, спроецированный на сетчатку, одинаково стимулирует колбочки всех трех типов, в результате чего возникает ощущение белого цвета. Связав все цветоощущения с активностью всего лишь трех не зависящих друг от друга типов колбочек, мы тем самым должны будем признать, что зрительная система основана на том же трехкомпонентном принципе, что и описанное в разделе, посвященном аддитивному смешению цветов, цветное телевидение, но в «обратном» варианте: вместо того, чтобы предъявлять цвета, она их *анализирует*.

Дальнейшее подтверждение существования трех различных фотопигментов получено из исследований Раштона, использовавшего другой подход (Rushton, 1962; Baker & Rushton, 1965). Он доказал существование зеленого фотопигмента, названного им ***chlorolabe*** (что в переводе с греческого означает «ловец зеленого»), красного фотопигмента, названного им ***erythrolabe*** («ловец красного»), и высказал предположение о возможности существования третьего — синего — фотопигмента, ***cyanolabe*** («ловца синего»). (Обратите внимание на то, что в сетчатке человека есть только три колбочковых фотопигмента, чувствительных к трем разным интервалам длин волн. Многие птицы имеют фотопигменты четырех или пяти видов, что, без сомнения, и объясняет исключительно высокий уровень развития их цветового зрения. Некоторые птицы способны даже видеть коротковолновый ультрафиолетовый свет, недоступный человеку. См., например, Chen et al., 1984.)

Три разных вида колбочек, для каждого из которых характерен свой определенный фотопигмент, отличаются друг от друга и по количеству, и по местоположению в центральной ямке. Колбочек, содержащих синий пигмент и чувствительных к коротковолновому свету, значительно меньше, чем колбочек, чувствительных к средним и длинным волнам: от 5 до 10% всех колбочек, общее количество которых равно 6–8 миллионам (Dacey et al., 1996; Roorda & Williams, 1999). Около двух третей остальных колбочек чувствительны к длинноволновому свету и одна треть — к средневолновому; короче говоря, складывается такое впечатление, что колбочек с пигментом, чувствительным к длинноволновому свету, в два раза больше, чем колбочек, содержащих пигмент, чувствительный к волнам средней длины (Cicerone & Nerger, 1989; Nerger & Cicerone, 1992). Помимо того что в центральной ямке содержится неравное количество колбочек с разной чувствительностью, они еще и распределены в ней неравномерно. Колбочки, содержащие фотопигменты, чувствительные к средне- и длинноволновому свету, сконцентрированы в середине центральной ямки, а колбочки, чувствительные к коротковолновому свету, — на ее периферии, и в центре их очень мало.

Резюмируя все изложенное выше, можно сказать, что колбочки трех типов избирательно чувствительны к определенной части видимого спектра — свету с определенной длиной волны — и что для каждого типа характерен свой абсорбционный пик, т. е. максимально поглощаемая длина волны. Благодаря тому что фотопигменты колбочек этих трех типов избирательно абсорбируют короткие,

средние и длинные волны, сами колбочки нередко называются *S*,- *M*- и *L*-колбочками соответственно.

Упомянутые выше и другие многочисленные исследования наряду со многими результатами изучения смешения цветов подтверждают правильность трехкомпонентной теории цветовосприятия, по крайней мере в том, что касается процессов, происходящих на уровне сетчатки. Кроме того, трехкомпонентная теория цветового зрения позволяет нам понять те явления, о которых было рассказано в разделе, посвященном смешению цветов: например, то, что монохроматический луч с длиной волны, равной 580 нм, вызывает то же самое цветоощущение, что и смесь средневолнового зеленого и длинноволнового красного лучей, т. е. и луч, и смесь воспринимаются нами как желтый цвет (аналогичная картина характерна и для экрана цветного телевизора). *M*- и *L*-колбочки воспринимают смесь средне- и длинноволнового света так же, как они воспринимают свет с длиной волны 580 нм, вследствие чего эта смесь и оказывает на зрительную систему *аналогичное влияние*. В этом смысле и монохроматический желтый луч, и смесь средневолнового зеленого и длинноволнового красного лучей одинаково желтые, ни тот, ни другая не могут быть названы «более желтыми». Они одинаково воздействуют на рецептивные пигменты колбочек.

Трехкомпонентная теория цветовосприятия объясняет также и такое явление, как комплементарные последовательные образы. Если принять, что существуют *S*-, *M*- и *L*-колбочки (назовем их для простоты соответственно синими, зелеными и красными), то становится понятно, что при непродолжительном пристальном рассматривании синего квадрата, изображенного на цветной вклейке 10, происходит избирательная адаптация синих колбочек (их пигмент «истощается»). Когда после этого на центральную ямку проецируется изображение хроматически нейтральной белой или серой поверхности, активными оказываются только неистощенные пигменты зеленых и красных колбочек, которые и вызывают дополнительный последовательный образ. Короче говоря, аддитивная «смесь» *L*- и *M*-колбочек (красных и зеленых) воздействует на зрительную систему таким образом, что вызывает ощущение комплементарного синему желтого цвета. Аналогичным образом пристальное всматривание в желтую поверхность вызывает адаптацию колбочек, «ответственных» за ощущение желтого цвета, а именно красных и зеленых, при этом активными, неадаптировавшимися остаются синие колбочки, которые и вызывают соответствующий, т. е. синий, комплементарный последовательный образ. Наконец, на основе трехкомпонентной теории цветовосприятия можно объяснить и то, почему при одинаковой стимуляции всех фотопигментов мы видим белый цвет.

Оппонентная теория процессов цветовосприятия

Второй важнейшей теорией цветового зрения является **оппонентная теория процессов цветовосприятия,** создателем которой является немецкий физиолог Эвальд Геринг (Hering, 1920/1964). Как и авторы трехкомпонентной теории, Геринг исходил из существования трех независимых механизмов, однако считал, что в основе каждого из них лежит пара *оппонентных* процессов (или нейрофизиологических систем) цветоразличения: сине-желтый, зелено-красный и черно-белый. Каждый процесс способен вызвать сенсорные ощущения двух типов, являющиеся

антагонистами друг друга. Иными словами, механизм цветовосприятия таков, что каждая пара способна вызвать только одно из двух возможных ощущений, т. е. человек видит красный *или* зеленый цвет, желтый *или* синий, а не зеленый *и* красный и не желтый *и* синий.

Теория оппонентных процессов, так же как и трехкомпонентная теория цветоощущения, находит свое подтверждение в наблюдениях над комплементарными последовательными образами. Если один из компонентов рецепторной пары подвергается длительному стимулированию, вызывающему, как считается, его «усталость», а затем взгляд переводится на ахроматическую, или бесцветную, поверхность, возникает комплементарный последовательный образ (что может быть продемонстрировано с помощью цветной вклейки 7). При одинаковом стимулировании обоих компонентов рецепторной пары они аннулируют действие друг друга (этот процесс аналогичен тому, который происходит при смешении комплементарных цветов, например синего и желтого) и возникает ощущение серого или белого цвета.

Более современный подход к идее оппонентных процессов, обеспечивающих цветовосприятие, изложен в работах Гурвича и Джеймсона (Hurvich & Jameson, 1955, 1957, 1974). Разделяя идеи трехкомпонентной теории цветовосприятия, они исходили из того, что в сетчатке существуют рецепторы (колбочки) трех типов и что каждому из них соответствует свой пигмент, чувствительной к свету с определенной длиной волны. Однако они пошли дальше Геринга, предположив, что эти рецепторы связаны с тремя парами нейронных оппонентных процессов, протекающих на более высоких уровнях зрительной системы. Как и Геринг, они исходили из существования *сине-желтого, красно-зеленого и черно-белого* процессов, полагая, что функция последнего скорее заключается в передаче ощущения от интенсивности света, а не цветового тона. В каждой паре нейронных процессов один психологический эффект противоположен другому (т. е. синий антагонистичен желтому, а зеленый — красному). Например, красно-зеленый оппонентный процесс протекает так, что реакции на зеленый и красный свет — диаметрально противоположны.

Следовательно, в соответствии с представлениями Гурвича и Джеймсона, информация о длине волны сначала обрабатывается в сетчатке рецепторами трех разных типов — колбочками, после чего поступает на более высокий уровень зрительной системы, где и протекают три оппонентных процесса. Важно отметить, что, по Гурвичу и Джеймсону, кодирование цвета представляет собой *двухстадийный процесс* — антагонистические, или оппонентные, свойства являются результатом стимуляции трихроматических рецепторов.

Количественная оценка оппонентного процесса. Основываясь на представлениях теории оппонентных процессов, можно измерить количественно цветоощущение, вызываемое любой длиной волны. Будучи антагонистами, участники оппонентного процесса аннулируют цветоощущения, вызываемые каждым из них, так же, как это делают комплементарные цвета. Следовательно, зная количество оппонента, необходимое для устранения цветоощущения, можно определить и величину самого этого цветоощущения. Этот метод называется **методом нуля**, или **методом отмены цвета**. Например, сила ощущения синего цвета определяется по

тому количеству желтого цвета, которое необходимо для его *нейтрализации, или отмены.* Аналогично и сила ощущения желтого цвета оценивается по тому количеству синего, которое способно нейтрализовать, или отменить (устранить), его. То же самое можно сказать и про ощущения, вызываемые красным и зеленым цветами. Метод нуля, будучи непосредственным методом измерения активности оппонентного процесса, позволяет оценивать цветоощущения, получаемые от всех длин волн видимой части спектра.

Физиологические основы оппонентных процессов. Есть немало нейрофизиологических доказательств того, что оппонентные процессы протекают на более высоком уровне зрительной системы, чем сетчатка. В главе 3 мы уже отмечали, что информация о цвете обрабатывается ганглиозными клетками сетчатки, *Р*-клетками, от которых зависит острота зрения. Кроме того, светочувствительные клетки входят также и в состав парвоцеллюлярного слоя, связывающего латеральное коленчатое ядро (ЛКТ) с корой головного мозга. Изучение нейронной активности ганглиозных клеток сетчатки и ЛКТ показало, что при стимуляции центральной ямки сетчатки волнами одной длины скорость возникновения в них потенциала действия возрастает (сравнительно с обычным, спонтанным уровнем шума), а при стимуляции волнами другой длины — уменьшается. Иными словами, ганглиозные клетки демонстрируют цвето-оппонентные свойства.

Рассмотрим некоторые доказательства в пользу теории оппонентных процессов, полученные в опытах на животных. Установлено, что ганглиозные клетки золотой рыбки при стимуляции белым светом дают реакцию «включения-выключения» (*on-off*-реакцию) (Wagner, MacNichol & Wolbarsht, 1960; Daw, 1967; Svaetichin, 1956). Однако при использовании монохроматического света оказалось, что одна и та же клетка по-разному реагирует на разные длины волн — одни ее возбуждают, другие — тормозят. Следовательно, характер реакции конкретной клетки зависит от длины волны.

Де Валуа, Абрамов и Якобс вводили микроэлектроды в разные клетки ЛКТ макаки (цветовое зрение этих обезьян аналогично цветовому зрению человека) и регистрировали нейронную реакцию в ответ на стимуляцию волнами разной длины (DeValois, Abramov & Jacobs, 1966; DeValois & Jacobs, 1984). В одних клетках скорость возникновения потенциала действия либо увеличивалась, либо уменьшалась под влиянием волн любой длины. Однако были и клетки оппонентного типа, результирующая скорость возникновения потенциалов действия в которых изменялась в зависимости от длины волны стимулирующего света. Такие клетки активировались одними длинами волн и тормозились другими, и, как правило, скорость возникновения потенциалов действия в них зависела от длины волны стимулирующего сетчатку света. На рис. 5.10 представлены результаты изучения одной такой клетки.

При стимуляции клетки красным светом (длина волны 633 нм) скорость возникновения потенциалов действия очень высока и сохраняется на этом уровне в течение всего периода стимуляции, однако при выключении света она несколько уменьшается. В отличие от стимуляции длинноволновым красным светом стимуляция коротко- и средневолновым светом, воспринимаемым как синий или зеле-

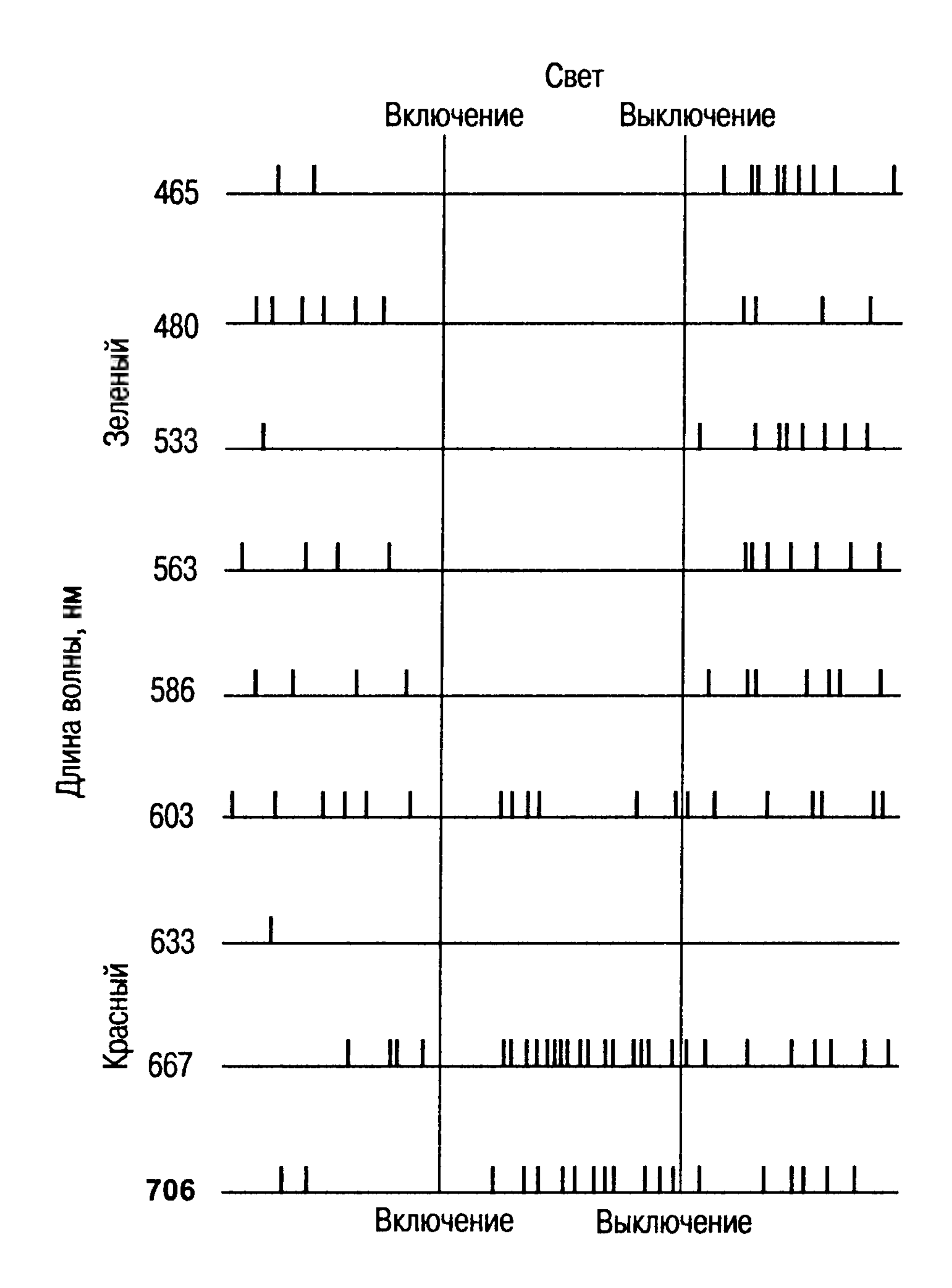


Рис. 5.10. Ответная реакция клетки ЛКТ обезьяны, зарегистрированная с помощью введенного в клетку микроэлектрода. (Скорость возникновения потенциалов действия до начала стимуляции, т. е. до включения света – естественный, спонтанный уровень шума)

ный, тормозит возникновение потенциалов действия, но после выключения света клетка начинает проявлять повышенную активность. Клетки подобного типа, активируемые длинноволновым красным и ингибируемые средневолновым зеленым светом, называются *+ R –G-оппонентными клетками*[1].

Оппонентность реакции клетки на красный и зеленый свет является сущностью процесса, постулированного Герингом.

В результате исследований, проведенных в более позднее время, были обнаружены клетки различных типов, обладающие антагонистическими, или оппонентными, свойствами. С помощью методов функциональной магнито-резонансной томографии (ФМРТ) было доказано существование в мозгу клеток, оппонентно реагирующих на стимуляцию красным и зеленым, а также желтым и синим светом. Они активируются длинами волн, соответствующими одному концу видимого спектра (например, красным светом), и тормозятся длинами волн, соответствующими противоположному концу видимого спектра (например, зеленым светом), кодируя таким образом информацию о цвете (Engel et al., 1997). Открытие цветооппонентных клеток легло в основу теории двухстадийного процесса, согласно которой информация о цвете вначале обрабатывается рецепторами сетчатки трех типов в соответствии с трактовкой трехкомпонентной теории цветовосприятия

[1] Здесь и далее в названиях оппонентных клеток использованы первые буквы английских слов, означающих «красный», «зеленый», «синий» и «желтый». — *Примеч. пер.*

(1 стадия), а затем, на более высоких уровнях зрительной системы, — цветооппонентными клетками (2 стадия) (Cottaris & DeValois, 1998; Shapley, 1998; Shinomori et al., 1999). Графически суть этой двухстадийной теории представлена на рис. 5.11.

Представленные выше данные позволяют сделать вывод о том, что в восприятии цвета участвуют как трехкомпонентные рецепторы, так и цветооппонетные клетки. Трехкомпонентный механизм объясняет обработку информации о цвете рецепторами сетчатки (колбочками), а теория оппонентных процессов — роль, которую играют в цветовосприятии специфические клетки других, более высоких уровней зрительной системы. В следующем подразделе будут рассмотрены оппонентные процессы, происходящие в нейронах зрительной коры головного мозга.

Обработка информации о цвете в головном мозге: «кляксы» (*blobs*). В зрительной коре головного мозга также были найдены цветооппонентные нейроны, однако они организованы сложнее, нежели ганглиозные клетки сетчатки или ЛКТ. В слоях, лежащих над первичной зрительной, или стриарной, корой, Ливингстоун и Хьюбл обнаружили темные участки, каждый величиной примерно 0,2 мм, похожие на регулярную мозаику или образованные точками узоры, которые они назвали *«кляксы»* (Livingstone & Hubel, 1984; Hubel & Livingstone, 1983; Livingstone, 1987).

«Кляксы» образованы нейронами, которые не участвуют в обработке информации о местоположении, форме или движении объектов, а реагируют исключи-

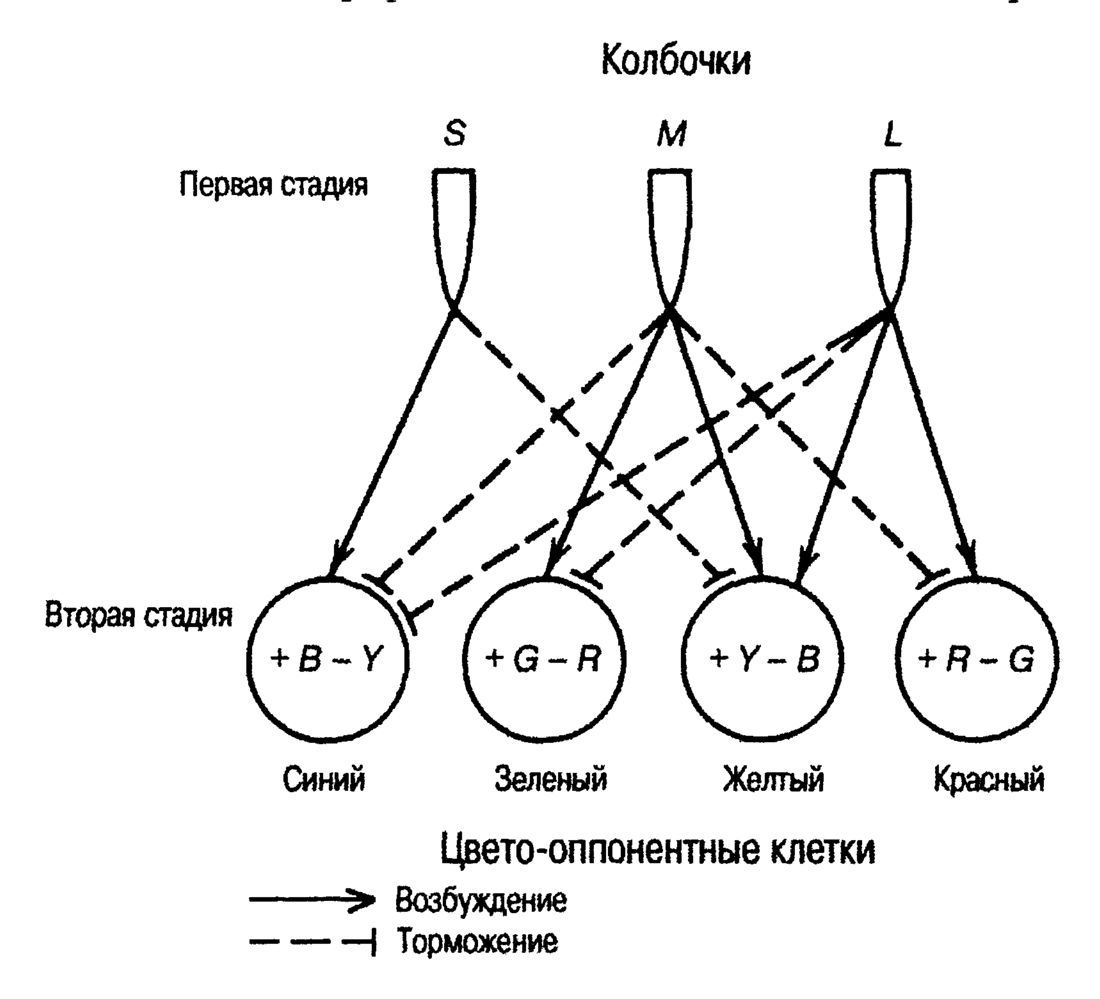


Рис. 5.11. Схематическое изображение двухстадийной теории цветовосприятия

Колбочки трех типов, максимально чувствительные к коротко-, средне- и длинноволновому свету – *S*-, *M*- и *L*-колбочки – поставляют информацию цветооппонентным клеткам, участвующим во второй стадии. Так, + *B* –*Y*-оппонентная клетка возбуждается *S*-колбочками и тормозится как *M*-, так и *L*-колбочками. (Вспомните, что ощущение желтого цвета связано с активностью *M*- и *L*-колбочек.) Напротив, + *Y*– *B*-клетка возбуждается *M*- и *L*-колбочками и тормозится *S*-колбочками. Аналогичным образом объясняется и активация + *G* – *R*- и + *R* – *G*-клеток

тельно на их цвет. Более того, активность нейронов этих участков, кодирующих информацию о цвете, существенно отличается от активности цветооппонентных клеток, описанных выше. До сих пор мы говорили о простом оппонентном процессе, в котором один цвет клетку возбуждает, а другой — тормозит. Что же касается цветооппонентных клеток зрительной коры, то многие из них имеют **дважды оппонентные рецептивные поля** (Michael, 1978a, 1978b). Рецептивные поля таких клеток представляют собой концентрические окружности, причем оба поля обладают диаметрально противоположными оппонентными свойствами, т. е. они реагируют на дополнительные цвета таким образом, что если центральное поле возбуждается под действием какого-либо цвета, то периферическое при этом тормозится; комплементарный же цвет оказывает на них противоположное действие. Структура и функционирование клетки зрительной коры, имеющей дважды оппонентные рецептивные поля, из которых центральное активируется красным светом и тормозится зеленым, а периферическое является его антагонистом, схематически представлены на рис. 5.12, *а*.

На рис. 5.12, *б* и *в* схематически представлено предполагаемое линейное строение рецептивных полей дважды оппонентных нейронов зрительной коры, соответствующее их реакции на хроматические полосы и прямоугольники. Представлены дважды оппонентные клетки одной (единичной, изолированной) оппонентной системы (центральное рецептивное поле является полем $+ R - L$), имеющие оппонентное периферическое рецептивное поле ($+ G - L$). Из концентрических клеток информация о цвете поступает в простую клетку коры гловного мозга. Рисунок 5.12, *в* иллюстрирует реакцию на стимулирование хроматическими лучами. Очевидно, что из всех рассмотренных вариантов стимуляции наибольшую нейронную активность вызывает тот, при котором красный луч воздействует на центральное рецептивное поле, а два зеленых луча — на периферическое (прямоугольник 5 на рис. 5.12, *в*). Красный луч стимулирует $+ R - G$-центральное, а обрамляющие его зеленые лучи — $+ G - R$-периферическое рецептивное поле. Возбуждение от красного луча, направленного в центр, накладывается на возбуждение, вызываемое зелеными лучами, попадающими на периферию, в результате чего в каждой клетке потенциалы действия возникают с максимально возможной скоростью. Есть основания предполагать, что дважды оппонентный процесс играет определенную роль и в таком явлении, как одновременный контраст (цветная вклейка 11). Активность клеток с дважды оппонентными рецептивными полями согласуется с той повышенной яркостью или сверхнасыщенностью тона, которые наблюдаются при фиксации взгляда на границе двух поверхностей, окрашенных в комплементарные цвета (например, на границе красного и зеленого прямоугольников, когда первый наложен на второй).

Механизм цветовосприятия до конца не ясен, однако можно сказать, что информация, поступающая от окрашенных раздражителей, обрабатывается и передается по зрительной системе цветокодирующими клетками оппонентного типа. Мы располагаем неопровержимыми доказательствами того, что на первой стадии цветовосприятия информация о цвете обрабатывается в сетчатке колбочками, содержащими фоточувствительные пигменты трех типов, и что за этой стадией следуют оппонентные процессы, которые начинаются в ганглиозных клетках сетчатки (*P*-клетки) и продолжаются сначала в парвоцеллюлярном слое ЛКТ, а затем и в самóй

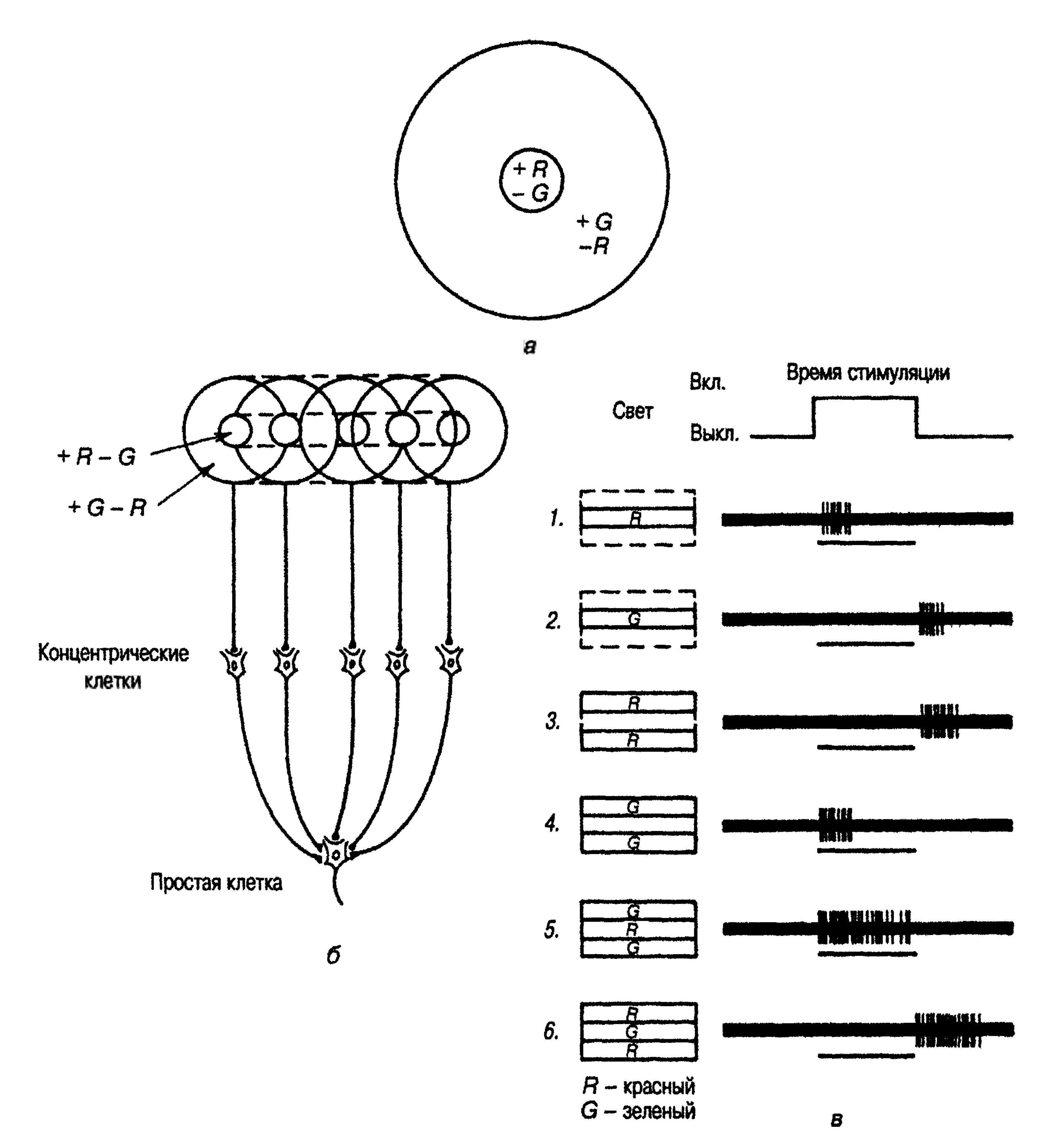


Рис. 5.12. Клетки зрительной коры головного мозга с дважды оппонентными концентрически расположенными цветокодирующими рецептивными полями

а – дважды оппонентное рецептивное поле клетки зрительной коры, обрабатывающей информацию о цвете. Центральное рецептивное поле активируется красным и тормозится зеленым светом, периферическое рецептивное поле активируется зеленым и тормозится красным цветом. *б* – предполагаемое линейное строение дважды оппонентных рецептивных полей, объясняющее реакцию клетки на световые полосы и прямоугольники. *в* – осциллограмма нейронной активности простой клетки зрительной коры, стимулируемой световыми лучами (красный – 20 нм и зеленый – 500 нм): 1) красный луч, падающий на центральную полосу, активирует клетку. 2) Зеленый луч, падающий на центральную полосу, вызывает торможение клетки. 3) Два красных луча, падающих на оппонентные поля, вызывают торможение. 4) Два зеленых луча, падающих на оппонентные поля, вызывают возбуждение. 5) Красный луч, падающий на центральную полосу и окруженный двумя зелеными лучами, вызывает сильное возбуждение, которое сохраняется и после прекращения стимуляции. 6) Зеленый луч, падающий на центральную полосу и окруженный двумя красными лучами, вызывает сильное торможение. (*Источник*: Michael, 1978b, Gouras, 1981)

зрительной коре («кляксе»). Иными словами, за обработкой «трехцветной» информации следует ее «двухцветное» кодирование оппонентными процессами в нейронные сигналы, которые затем поступают на более высокие уровни зрительной системы.

Аномалии цветового зрения

Большинство людей имеют нормальное цветовое зрение, но некоторым свойственны определенные аномалии. Для составления аддитивных смесей, соответствующих спектральным цветам, людям с дефектами цветового зрения требуются иные количества основных цветов, чем тем, кто имеет нормальное цветовое зрение.

За исключением дефектов цветового зрения, являющихся следствием патологических изменений в организме (о них будет сказано ниже), все остальные дефекты цветового зрения — наследственные. Расшифрован генетический код трех фоточувствительных пигментов, содержащихся в колбочках сетчатки и обеспечивающих цветовосприятие (Nathans, Thomas & Hogness, 1986; Botstein, 1986; Hunt et al., 1995). В каждой колбочке содержится один пигмент, и каждый пигмент имеет свой собственный ген. Более того, красный и зеленый гены почти идентичны и расположены в Х-хромосоме, как критической хромосоме, определяющей пол. Именно поэтому дефекты восприятия красного и зеленого цветов обычно передаются по наследству, причем исключительно по мужской линии: аномалии цветового зрения генетического происхождения свойственны 5–8 % мужского и 0,5 % женского населения. (Интересно отметить, что одним из первых в конце XVIII в. передающийся по наследству дефект цветового зрения описал Джон Дальтон, английский химик, создатель химического атомизма. Это произошло после того, как ученый совершенно случайно обнаружил, что сам страдает им: будучи законопослушным квакером, он совершил непростительную ошибку, надев вместо черной академической мантии малиновую. С тех пор цветовая слепота стала называться дальтонизмом.)

Таблица 5.3

Аномалии цветового зрения

Классификация	Распространенность, %	
	мужчины	женщины
Аномальный трихроматизм		
Протоаномалия (недостаток пигмента *L*-колбочек)	1,3	0,02
Дейтераномалия (недостаток пигмента *M*-колбочек)	5,0	0,35
Дихроматизм		
Протанопия (отсутствие пигмента *L*-колбочек)	1,3	0,02
Дейтеранопия (отсутствие пигмента *M*-колбочек)	1,2	0,01
Тританопия (отсутствие пигмента *S*-колбочек)	0,001	0,003
Монохроматизм (отстутствие пигментов всех трех типов)	0,00001 для мужчин и женщин	

Источник: Gouras, 1981.

Известны три типа дефектов цветового зрения: *аномальный трихроматизм, дихроматизм* и *монохроматизм.* Обобщенные данные о разных дефектах цветового зрения и об их распространенности представлены в табл. 5.3.

Аномальный трихроматизм

Нормальное цветовое зрение — трехкомпонентно, т. е. человеку с нормальным цветовым зрением для воспроизведения всех цветовых тонов спектра нужны три основных цвета. Лицам с **аномальным трихроматизмом** для той же самой цели требуются другие количества основных цветов. Как правило, аномальный трихроматизм проявляется в форме **протаномалии** и **дейтераномалии.** У протаномала — человека, страдающего протаномалией, — дефицит пигмента *L*-колбочек, вследствие чего он недостаточно чувствителен к красноватым тонам, свойственным длинноволновому свету. У дейтераномалов понижена чувствительность к зеленоватым тонам, характерным для средневолнового света, что является результатом недостатка пигмента *М*-колбочек.

Выявить аномальный трихроматизм можно с помощью теста на аддитивное смешение цветов. Вспомните, что аддитивная смесь красного и зеленого имеет такой же цвет, что и монохроматический желтый свет. Именно на этом и основано действие **аномалоскопа** — прибора для обнаружения такого дефекта, как аномальный трихроматизм. Аномалоскоп представляет собой специальное приспособление для смешения цветов (своего рода миксер), с помощью которого можно измерить количество монохроматического красного света, смешиваемого с монохроматическим зеленым светом для получения цвета, соответствующего цвету монохроматического желтого. Протаномалу требуется больше красного, чем человеку с нормальным цветовосприятием, а дейтераномалу — больше зеленого.

Дихроматизм

Людям, страдающим **дихроматизмом**, для воспроизведения всех цветовых тонов нужны всего два цвета, а не три, как требуется людям с нормальным цветовым зрением. Разновидностями дихроматизма являются *дейтеранопия* и *протанопия,* проявляющиеся в резком снижении чувствительности к зеленому и красному цветам соответственно. У **дейтеранопов** отмечается недостаток пигмента *М*-колбочек, а у **протанопов** — недостаток пигмента *L*-колбочек. Вследствие этого люди, страдающие **дейтеранопией**, относительно нечувствительны к средним длинам волн зеленой части спектра, а страдающие **протанопией** — нечувствительны к длинноволновому свету. Иными словами, чтобы протаноп различил красный цвет, интенсивность последнего должна быть значительно выше обычной (цветные вклейки 12 и 13).

Однако и дейтеранопы, и протанопы воспринимают коротковолновую часть спектра как синий цвет и длинноволновую — как желтый. Более того, и те и другие путают красный и зеленый, а при достаточной интенсивности эти цвета воспринимаются ими как ненасыщенный желтый (Graham & Hsia, 1954, 1958; Hsia & Graham, 1965).

Хотя невозможно ответить на вопрос, как цвета, воспринимаемые дихроматом, соотносятся с цветами, воспринимаемыми человеком с нормальным цветовым зре-

нием, некоторая информация об этом была получена из необычных клинических исследований. В (Graham & Hsia, 1958) сообщается о женщине, которую нельзя было назвать цветослепой в обычном смысле этого слова, поскольку левый глаз у нее был дейтеранопический, а правый — нормальный. Однако при использовании процедуры смешения цветов, в которой разные цвета предъявлялись каждому глазу отдельно, оказалось возможным оценить цветовое зрение аномального левого глаза. Опыты проводились следующим образом. Для каждого цвета, предъявленного ее левому глазу, женщина с помощью своего здорового глаза подбирала смеси таким образом, чтобы их цвета соответствовали цветам, воспринимаемым ее аномальным глазом. Результаты этих опытов представлены на рис. 5.13.

Как следует из данных, полученных с помощью нормального глаза пациентки, ее аномальный глаз воспринимал все цвета видимой части спектра от зеленого до красного (от 502 до 700 нм) одинаково — как один-единственный оттенок желтого цвета, а все цвета от фиолетового до зеленого (от 410 до 490 нм) — как один оттенок синего (470 нм). Свет с длиной волны примерно 500 нм, окрашенный в зеленый цвет, воспринимался аномальным глазом пациентки как нейтральный серый цвет.

Редкая третья форма дихроматизма, называемая **тританопией,** является результатом отсутствия пигмента *S*-колбочек. Тританопы плохо различают синий и желтый цвета, они видят лишь красный и зеленый и путают желтые, серые и синие оттенки. Кроме того, свет с длиной волны примерно 570 нм, воспринимаемый людьми с нормальным цветовым зрением как желтый, тританопами воспринимается как нейтрально серый. Более длинные волны воспринимаются ими как красноватые, а более короткие — как зеленоватые (см. цветную вклейку 13).

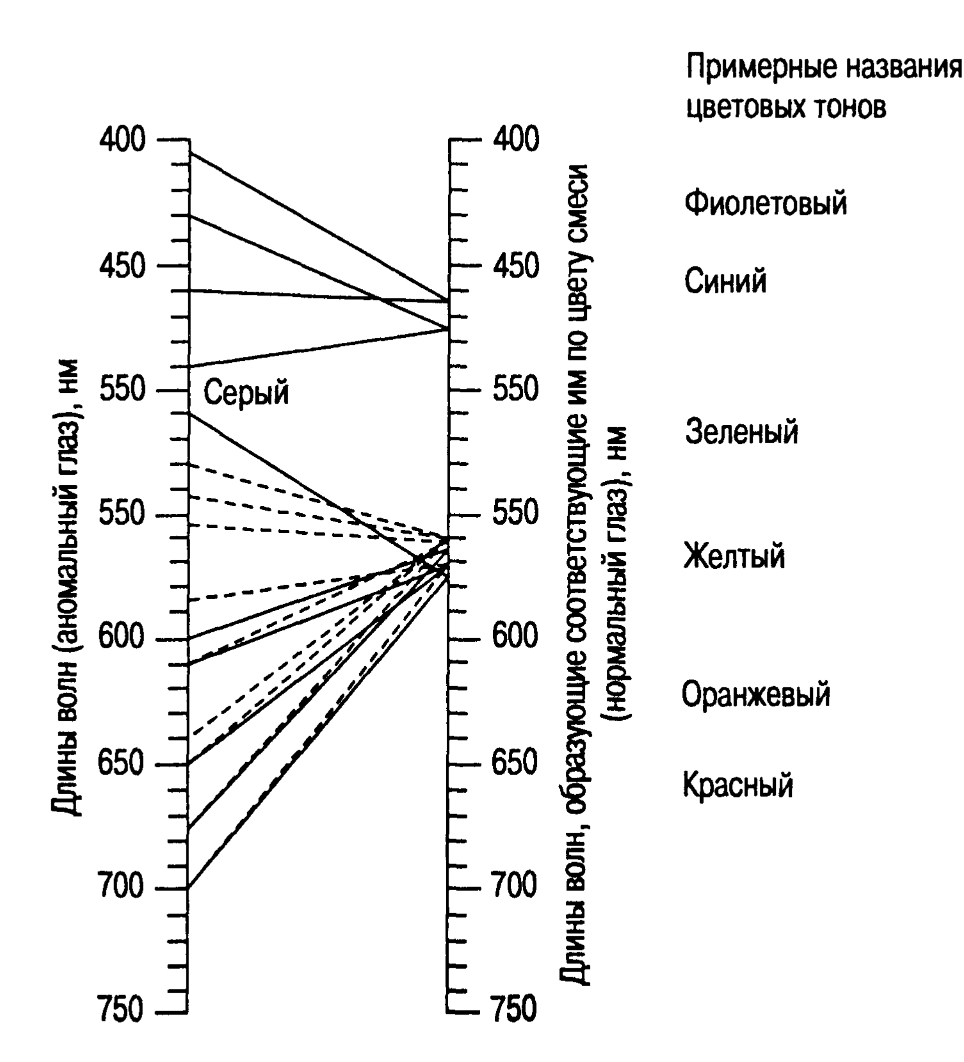


Рис. 5.13. Результаты опытов по подбору цветов, проведенных с испытуемым, один глаз которого – дейтеранопический

Длинам волн, видимым аномальным глазом (левая сторона), по цвету соответствуют длины волн, видимые нормальным глазом (правая сторона). Приблизительные названия цветов, использованные при выполнении задания по подбору цветов, указаны в правой колонке

Монохроматизм

Монохроматизм — чрезвычайно редкий дефект цветового зрения. Для воспроизведения всех цветовых тонов спектра монохроматам нужен всего лишь один основной цвет. Страдающие этой аномалией люди вполне могут быть названы «цветослепыми». Как правило, они вообще не видят никаких цветов, а нередко имеют и другие дефекты зрения. Не исключено, что причиной монохроматизма являются аномалии качественного и количественного состава колбочек в сетчатке. Несмотря на то что монохроматизм тоже считается наследственным дефектом, среди монохроматов женщин примерно столько же, сколько и мужчин.

Анатомические основы аномального цветового зрения

Дефекты цветового зрения помогают нам лучше понять механизм цветовосприятия. Как уже отмечалось выше, объяснение причин конкретных аномалий цветового зрения основано на трехкомпонентной теории, согласно которой в сетчатке находятся колбочки трех типов, содержащие различные фотопигменты, и дефекты зрения связаны с дефицитом или отсутствием одного (или более) фотопигментов. Следовательно, анатомически дейтеранопы, протанопы и тританопы отличаются друг от друга количеством колбочек, содержащих синий, зеленый или красный пигменты, т. е. *M*-, *L*- и *S*-колбочек соответственно. У всех лиц с аномальным цветовым зрением, за исключением монохроматов, острота зрения соответствует норме, а это значит, что и общее количество колбочек в сетчатке, и прочие функции последних, не связанные с цветовосприятием, тоже соответствуют норме. Однако содержание фотопигментов в колбочках или чувствительность колбочек к определенным длинам волн видимого спектра — ниже нормы (Frome, Piantanida & Kelly, 1982; Hunt et al., 1995).

Итак, в соответствии с тем, как трехкомпонентная теория цветовосприятия трактует процессы, происходящие на уровне рецепторов, причиной того или иного дефекта цветового зрения является относительная нехватка определенного колбочкового пигмента. Кроме того, в соответствии с представлениями об оппонентных процессах, происходящих на более высоком, нежели сетчатка, уровне зрительной системы, люди, не различающие красного цвета, как правило, не видят и зеленого, аналогично этому не воспринимающие синего цвета не отличают и желтого.

Многие люди, имеющие дефекты цветового зрения, особенно те из них, у кого эти дефекты выражены несильно, до определенного момента не осознают этого. Поскольку на глаз редко воздействует монохроматический свет (т. е свет с определенной длиной волны), колбочки сетчатки человека с аномальным цветовосприятием могут оказаться чувствительными к некоторым длинам волн, отражающимся от поверхностей. Как было сказано выше при описании субтрактивных смесей цветов, и синяя, и желтая краска отражает небольшое количество зеленых лучей, так что тританоп, не видящий ни синего, ни желтого цвета, может воспринимать некий остаточный зеленый цвет. Аналогично и многие красные поверхности отражают какое-то количество желтых лучей, а многие зеленые — синих. Именно поэтому благодаря волновому составу отраженного света некоторые дихроматы воспринимают и различают знакомые световые сигналы определенных цветов, напри-

мер красный и зеленый сигналы светофоров: красный отражает немного желтых лучей, а зеленый — немного синих.

При отсутствии способности к цветоразличению у дихроматов сохраняется способность к различению интенсивности света как такового. Дихроматы ориентируются в цветах, основываясь на разнице в их интенсивности. Следовательно, дихромат, не различающий красного и зеленого цветов, может понять, какой сигнал светофора горит в данный момент не только потому, что зеленый отражает немного синего света, а красный — немного желтого, но и потому, что эти сигналы отличаются друг от друга по *яркости*.

И последнее. Помимо аномалий цветового зрения, передаваемых по наследству, известны и *благоприобретенные дефекты,* являющиеся следствием патологических изменений глаза, зрительного нерва, или самого мозга, вызванных такими заболеваниями, как диабет и глаукома или травмой. Пример аномалии цветовосприятия, являющейся следствием патологических изменений мозга, будет рассмотрен ниже.

Кортикальная цветовая слепота

Как отмечалось выше, в зрительной коре головного мозга есть особые зоны, нейроны которых «специализируются» на обработке информации о цвете. Повреждение этих зон в результате воздействия токсичных препаратов, травмы, инсульта, анемии или болезни печени, рассеянного склероза или образования опухоли способно существенно ухудшить цветовосприятие. Несмотря на то что подобные ситуации редки, заслуживают упоминания немногие описанные клинические случаи полной **кортикальной цветослепоты** (ее также называют **церебральной ахроматопсией**, что в переводе с греческого означает «недостаточное цветовое зрение», или *дисхроматопсией*). Самый удивительный пример ахроматопсии — 65-летний известный художник-абстракционист с нормальным зрением, получивший в результате автомобильной аварии сотрясение мозга и, судя по всему, травму зрительной, или экстрастриарной, коры (зоны V4) (Sacks & Wasserman, 1987; Sacks, 1995). Sacks & Wasserman, 1987; Sacks, 1995). То, что он полностью лишился цветового зрения, художник понял сразу же после аварии. Красные и зеленые тона воспринимались им как черные, а синие и желтые — практически как белые. Кроме того, видимые предметы и поверхности казались ему более контрастными, чем людям с нормальным зрением, и он хуже, чем они, различал разные степени яркости. Удивительно, но другие аспекты зрения никак не пострадали во время аварии, а острота зрения даже увеличилась, что, возможно, связано с усилением восприятия контраста.

Художник не только полностью лишился цветового зрения, но, глядя на окрашенные поверхности, испытывал необычные и неприятные ощущения. Так, после аварии человеческое тело, включая и свое собственное, казалось ему отвратительно серым, «телесный» цвет он называл «крысиным». Будучи художником, он воспринял потерю цветового зрения как тяжелейшую личную трагедию и временами впадал в глубокую депрессию.

Результаты этого клинического исследования подчеркивают роль цветовосприятия в жизни человека. Для физиологов они являются подтверждением правиль-

ности предположения о том, что в коре головного мозга есть участки, в которых реализуются избирательные и четкие механизмы обработки информации о цвете. Более того, это исследование доказывает существование в нервной системе двух не зависимых друг от друга и параллельных каналов для обработки и передачи ахроматической и хроматической информации об окружающем мире (Livingstone, 1987).

То, что художник воспринимал красный и зеленый цвета как черный, а синий и желтый — как белый, подтверждает справедливость теории оппонетных процессов, речь о которой шла выше. Еще один пример этой редкой аномалии описан в (Pearlman, Birch & Meadows, 1979).

Субъективные цвета

Прежде чем завершить эту главу, мы вкратце расскажем о цветоощущении, возникающем под влиянием бесцветного раздражителя. Мы уже неоднократно говорили о том, что ощущение цвета является прежде всего результатом сложного спектрального состава света. Однако черный и белый раздражители тоже способны вызвать ощущение цвета, и это называется **субъективными цветами.** Одно из устройств, с помощью которых можно продемонстрировать это явление, — **круг Бенхема,** представленный на рис. 5.14.

При вращении круга по часовой стрелке со скоростью 5–10 об./с могут возникнуть ощущения ненасыщенных синих, зеленых, желтых и красных тонов. При изменении направления вращения круга ощущения цветов возникают в обратном порядке. Понятно, что результирующие цветоощущения никак не связаны ни с изменением длины волны физического раздражителя, ни с обесцвечиванием колбочковых пигментов. Можно предположить, что чередование ощущений черного и белого цветов, создаваемое вращением круга, заменяет собой стимуляцию сетчатки, т. е. исключается стадия первичной обработки цветового сигнала, обычно протекающая в сетчатке, и нейронные возбуждения, возникающие под воздействием вращающегося круга, обрабатываются за пределами сетчатки, на более высоком уровне. Иными словами, прерывистая стимуляция, создаваемая вращающимся

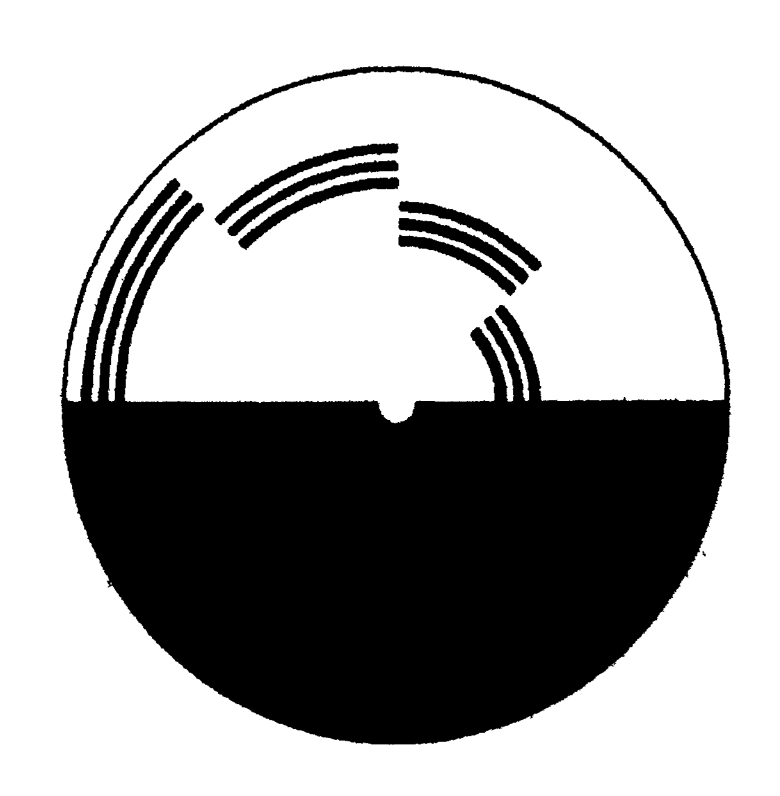


Рис. 5.14. Круг Бенхема

Вращение круга вызывает кратковременные, последовательные ощущения черного и белого цветов. Однако могут возникнуть и субъективные цвета — ненасыщенные синие, зеленые, желтые и красные тона

кругом Бенхема, вызывает последовательность таких нейронных событий, которые имитируют различные временны́е алгоритмы нейронной активности, обычно возникающие под воздействием цветных раздражителей (Wade, 1977, 1978).

Субъективные цветовые явления возникают также под воздействием света, включающегося и выключающегося с определенной частотой (Festinger, Allyn & White, 1971). Ритмичность включений и выключений, создаваемая прерывателем, – аналог вращения черно-белого круга – вызывает устойчивые цветоощущения.

Экспериментальное подтверждение

Субъективные цветовые явления, вызываемые ахроматическим узором

С помощью рис. 5.15 можно легко доказать, что черно-белый узор способен вызвать субъективные цветовые ощущения. В течение 20–30 с внимательно всматривайтесь в центр образованного диагоналями узора. Появятся слабые, неустойчивые цветные «ручейки», нередко зигзагообразные или премещающиеся перпендикулярно черным диагоналям. Во время рассматривания узора глаза сознательно и рефлекторно совершают микродвижения, вследствие чего образ диагоналей на сетчатке постоянно перемещается, вызывая ритмичную активность нейронов более высокого, чем сетчатка, уровня зрительной системы, что, как и в случае с вращающимся кругом Бенхема, аналогично возбуждению, вызываемому цветными раздражителями (Piggins, Kingham & Holmes, 1972; Young, 1977).

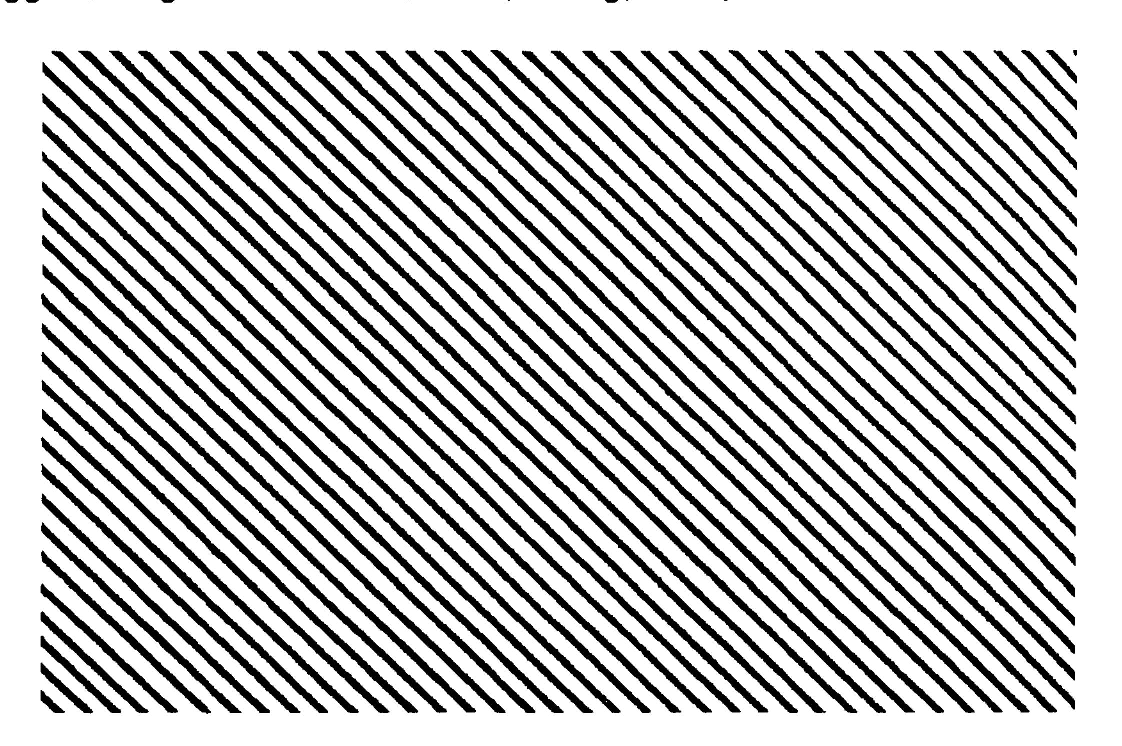


Рис. 5.15. Ахроматический узор, вызывающий субъективные цветовые ощущения

Выводы

В этой главе мы рассказали о природе цвета и о том, как его воспринимает зрительная система. Чтобы подчеркнуть субъективную природу цветового зрения, мы проанализировали и описали цветоощущения, базируясь на трех важных с точки зрения психологии параметрах: цветовом тоне, яркости и насыщенности. Эти сенсорные параметры, определяющие цветоощущение, рассмотрены в связи с такими физическими характристиками света, как длина волны, интенсивность и спектральная чистота.

Мы описали важнейшие свойства и особенности смесей цветов (аддитивных и субтрактивных) и составление из основных цветов аддитивных смесей, соответствующих по цвету монохроматическим лучам. Было показано, что аддитивные смеси цветов обладают многими из свойств, присущих монохроматическому свету, включая и способность вызывать цветовые последействия и последовательные образы (прежде всего — отрицательные последовательные образы), а также такие явления, как последовательный и одновременный контраст.

Обсуждая вопрос об эффекте принадлежности цвета, мы подчеркнули роль предшествующего опыта человека в его цветоощущениях от предметов, для которых цвет является одним из важнейших характеристических признаков. Эффект принадлежности цвета теснейшим образом связан с константностью цветовосприятия — явлением, суть которого заключается в том, что цвета предметов остаются неизменными, несмотря на изменение спектрального состава освещающего их света.

Мы рассмотрели две важнейшие теории цветового зрения: трехкомпонентную теорию Юнга—Гельмгольца и оппонентную теорию процессов цветовосприятия. Обобщение различных экспериментальных данных привело нас к выводу о том, что принципиальные аспекты этих теорий согласуются с результатами современных исследований. Наличие в сетчатке колбочек трех типов (*S*-, *M*- и *L*-), для каждого из которых характерен свой фотопигмент, максимально чувствительный к определенной части видимого спектра, подтверждает правильность трехкомпонентной теории цветового зрения. Представлены и свидетельства в пользу того, что цветоощущения являются результатом оппонентных процессов, основанных на нейронной активности нервных клеток и волокон, лежащих на более высоких уровнях зрительной системы, чем сетчатка.

Мы также описали и «кляксы» — участки зрительной коры головного мозга, содержащие определенные нейроны, чувствительные исключительно к цветным раздражителям, и отметили, что многие нейроны, образующие «кляксы», имеют дважды оппонентные рецептивные поля. Эти поля образованы двумя антагонистическими концентрическими окружностями, каждая из которых (центр и периферия) двояко реагирует на стимуляцию цветом.

Затем мы рассмотрели дефекты цветового зрения, в том числе аномалии генетического происхождения (аномальный трихроматизм, дихроматизм и монохроматизм) и благоприобретенные (ахроматопсию). В последнем разделе главы мы описали субъективные цветовые явления, которые свидетельствуют о том, что и неокрашенные раздражители способны вызывать цветоощущение.

Ключевые слова

Аддитивное смешение цветов
Аномалоскоп
Аномальный трихроматизм
Ахроматопсия (кортикальная цветослепота)
Вертушка для смешения цветов
Chlorolabe (зеленый фотопигмент)
Cyanolabe (синий фотопигмент)
Комплементарный последовательный образ
Комплементарный цвет
Константность цветовосприятия
Кривые цветовых смесей
Круг Бенхема

Дейтераномалия
Дейтеранопы
Дихроматизм
Дважды оппонентные рецептивные поля
Erythrolabe (красный фотопигмент)
«Кляксы»
L-колбочки
M-колбочки
Метамеры
Метод отмены цвета
Монохроматизм
Насыщенность
Одновременный цветовой контраст
Оппонентная теория процессов цветовосприятия
Основные цвета
S-колбочки
Последовательные образы
Протоаномалия
Протанопы
Спектральная чистота
Субъективные цвета
Субтрактивное смешение цветов
Последовательный цветовой контраст
Трехкомпонентная теория цветового зрения (теория Юнга—Гельмгольца)
Тританопия
Цветовая адаптация
Цветовой круг
Цветовой тон
Эффект Бецольда–Брюке
Эффект принадлежности цвета
Яркость

Вопросы для проверки усвоения материала

1. Расскажите о некоторых функциях цветового зрения. Согласны ли вы с тем, что цвет — субъективное ощущение? Чем отличаются физические параметры цвета от психологических особенностей цветовосприятия?
2. Каким образом цветовое веретено и цветовой круг создают обобщенное представление о таких психологических параметрах, как цветовой тон, насыщенность и яркость? Что иллюстрирует цветовой круг?
3. Опишите трихроматическое соответствие. Как с помощью трех основных цветов можно вызывать большинство цветоощущений?
4. Какие цвета называются комплементарными? Как они связаны с вертушкой для смешения цветов? Как можно доказать их свойства? Что такое метамеры?
5. Чем отличаются друг от друга аддитивное и субтрактивное смешение цветов? В чем проявляется аддитивность метамеров и комплементарных цветов? Каким образом цветовой круг обобщает некоторые свойства аддитивной модели смешения цветов?
6. Почему можно сказать, что цвета, которые мы видим на экране цветного телевизора, и живописная техника, известная под названием пуантилизм, основаны на аддитивном смешении цветов? Аргументируйте свой ответ. Почему смеси синих и желтых красок вызывают ощущение зеленого цвета, а смесь синего и желтого света — ощущение ахроматического серого цвета?
7. Что такое отрицательный последовательный образ? Как с его помощью можно объяснить последовательный и одновременный контрасты?
8. Как продолжительность стимуляции цветом влияет на чувствительность колбочек? О чем в этой связи свидетельствуют отрицательные последова-

тельные образы? Какую роль в возникновении одновременного контраста играют непроизвольные движения глаз?

9. Что такое эффект принадлежности цвета? Какую роль в восприятии человеком цветов знакомых предметов играют его предшествующий опыт и ассоциации?
10. Что такое константность цветовосприятия? От чего она зависит? Какие практические преимущества благодаря ей получает человек, рассматривающий окрашенные поверхности при разном освещении?
11. Расскажите об основных положениях трехкомпонентой теории Юнга—Гельмгольца. Какие данные об активности колбочек подтверждают правильность этой теории?
12. Расскажите об оппонентной теории процессов цветовосприятия и опишите нейронную активность более высоких, чем сетчатка, уровней зрительной системы.
13. Что такое «кляксы» ? Какова их роль в оппонентных процессах обработки информации о цвете? Опишите характерные для них концентрические дважды оппонентные рецептивные поля.
14. Как на основании трехкомпонентной теории и теории оппонентных процессов можно объяснить такие хроматические последовательные образы, как последовательный и одновременный контрасты?
15. Как объединить трехкомпонентную теорию и оппонентную теорию процессов цветовосприятия, чтобы ни одна из них не противоречила наблюдаемым явлениям цветового зрения?
16. Перечислите основные аномалии цветового зрения. Чем отличаются друг от друга две формы дихроматизма — протанопия и дейтеранопия? Укажите возможные причины этих аномалий.
17. Какое значение для подтверждения оппонентной теории процессов цветовосприятия имеет клиническое изучение кортикальной цветослепоты?
18. Что такое субъективные цветовые явления и как их можно продемонстрировать? Какую роль в них играет ритмичная, прерывистая стимуляция бесцветным раздражителем? Расскажите о том, как непроизвольные микродвижения глаз могут вызвать нейронную активность, аналогичную той, которую вызывают окрашенные раздражители?

ГЛАВА 6

Визуальный паттерн и восприятие формы: базовые процессы организации восприятия

В предыдущих главах, посвященных зрительной системе, мы рассказали о природе воздействующих на нее раздражителей и о первоначальной обработке поступающей в нее зрительной информации. Однако восприятие не ограничивается только приемом и обработкой световых сигналов. В конце концов, спроецированный на сетчатке образ — не более чем простой набор разрозненных световых сигналов различной интенсивности и с разными длинами волн, он слишком слаб и неинформативен, чтобы быть источником тех ярких зрительных впечатлений, которые мы получаем. Однако вопреки тому, что образ на сетчатке именно таков, мы воспринимаем каждый объект как единое целое. Воспринимаемый нами окружающий мир состоит из отдельных, отличных друг от друга и четко разграниченных объектов и поверхностей, имеющих определенную форму и очертания. Не вызывает сомнений, что подобное восприятие является результатом созидательного усилия, в основе которого лежат базирующиеся на общих механизмах процессы и организационные тенденции зрительной системы.

В этой и последующих главах мы расскажем о том, как информация, воспринимаемая сетчаткой в виде разрозненных световых сигналов, превращается в восприятие имеющих определенный смысл объектов. Для этого мы проследим, как организовано восприятие, начиная с фундаментальных физиологических механизмов и процессов, происходящих на уровне сетчатки и обеспечивающих восприятие краев и границ. При этом мы обсудим такие явления, как латеральное торможение и контраст. Мы также рассмотрим различные подходы к организации восприятия, обратив особое внимание на роль «восходящих» процессов обработки информации (*bottom-up processing*), в результате которых интегрируются простые, базовые признаки и делается возможным восприятие сложных форм. Среди вопросов, которые мы осветим в ходе этого обсуждения, — анализ пространственной частоты и избирательное внимание. В заключительных разделах мы расскажем о некоторых подходах информационного типа, которые определяют зрение как продукт ряда происходящих на уровне сетчатки элементарных процессов обработки зрительной информации.

Восприятие контура и контраста

Контуры играют чрезвычайно важную роль в нашем восприятии. Они имеют решающее значение для определения формы, краев и границ объекта и делают возможным восприятие последнего. Как правило, мы видим контуры тогда, когда примыкающие друг к другу поверхности освещены по-разному. Контраст, воздействуя на зрительные рецепторы и вызывая их взаимодействие, создает условия для восприятия контуров зрительной системой. Выше, в главе 3, мы отмечали, что и внутри глаза, и на более высоких уровнях зрительной системы находится огромное количество связанных между собой рецепторных клеток и, как скоро станет ясно, некоторые из них непосредственно участвуют в восприятии четких зрительных контуров.

Некоторые наши представления о нейронном механизме восприятия контуров сформировались на основе результатов изучения визуальной системы мечехвоста (*Limulus*). Этот обладающий исключительной приспособляемостью организм — своего рода живое ископаемое — уже миллионы лет, со времен палеозойской эры, существует в неизменной форме. Глаз мечехвоста — при всей примитивности его строения — уникальная модель для изучения более высокоорганизованных зрительных систем. Он представляет собой сложный глаз, состоящий примерно из 1000 фасеток, или омматидиев (см. главы 3, 4). Каждый омматидий имеет свои собственные нейрон и зрительный нерв, вследствие чего реагирует на световой сигнал независимо от других омматидиев. Кроме того, омматидии не связаны друг с другом, так что возбуждение одного омматидия не передается соседним. Однако на более высоком нейронном уровне прилегающие друг к другу омматидии оказываются объединенными латерально расположенными нервными волокнами, называемыми *латеральным сплетением* (рис. 6.1). Следовательно, при одновременной стимуляции соседних омматидиев имеет место суммация их активности. Ниже приводится схема подобного латерального взаимодействия.

Латеральное торможение

Причиной латерального торможения является взаимное подавление друг друга соседними омматидиями. Иными словами, освещение одного омматидия уменьшает чувствительность к свету находящихся по соседству с ним рецепторов. Именно поэтому при одновременном освещении каждый из прилегающих друг к другу омматидиев реагирует менее активно, чем в случае индивидуальной стимуляции таким же количеством света (см. рис. 6.1). Верхняя запись рис. 6.1, *а* отражает нейронную активность единичного омматидия *А* при его освещении светом разной интенсивности. Нижняя запись (рис. 6.1, *б*) — активность *того же* омматидия, стимулируемого светом разной интенсивности одновременно с прилегающим к нему омматидием *В*. Несмотря на то что интенсивность стимулирующего омматидий *А* света не изменилась, одновременное стимулирование омматидия *В* уменьшило его нейронную активность. Следовательно, нейронная активность фоторецептора зависит не только от интенсивности его стимуляции, но и от стимуляции прилегающих к нему фоторецепторов. Чем ярче свет, освещающий соседние фоторецепто-

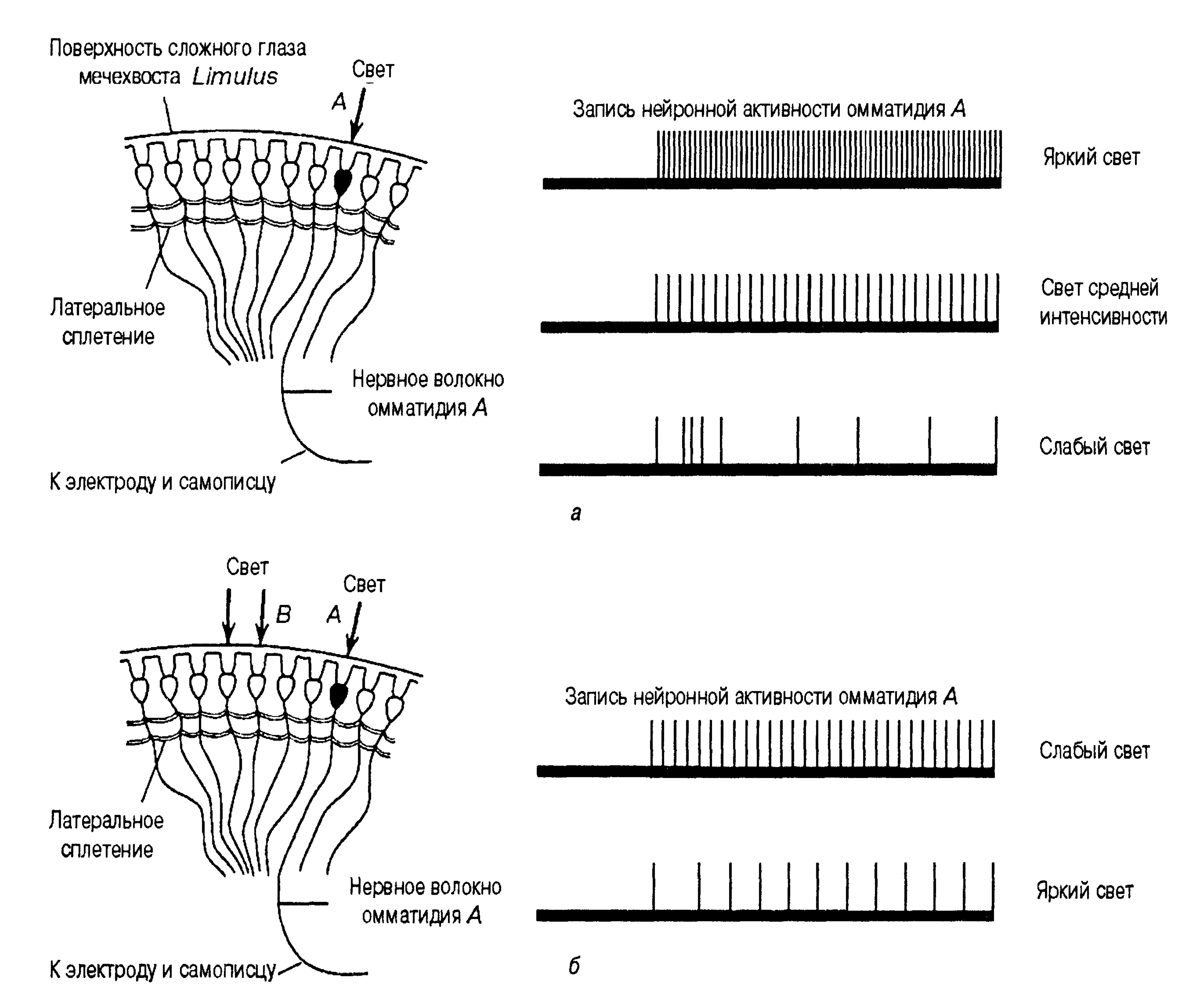


Рис. 6.1. *а* – нейронная активность одного омматидия мечехвоста *Limulus*. Вверху – запись реакции омматидия *А* на прямое освещение очень ярким светом. В середине – запись реакции на свет средней интенсивности и внизу – запись реакции на слабый свет. *б* – латеральное торможение нервного волокна омматидия, освещенного прямым ярким светом, вызванное одновременным стимулированием соседнего омматидия *В*. Факт латерального торможения подтверждается уменьшением скорости возникновения потенциала действия омматидия *А*. Верхняя запись иллюстрирует влияние на омматидий *А* слабого освещения омматидия *В*. Нижняя запись – влияние на омматидий *А* освещения омматидия *В* ярким светом. (*Источник*: Ratliff, 1972)

ры, тем сильнее проявляется эффект торможения. По мере увеличения расстояния между рецепторами эффект торможения затухает (на рис. 6.1 не показано). Это значит, что чем активнее стимулируется рецептор и чем ближе он расположен к другому стимулируемому рецептору, тем сильнее проявляется взаимное (или латеральное) торможение.

Какова роль латерального торможения в зрении человека? Вспомните, что сетчатка имеет несколько уровней латеральных связей (рис. 3.10). Существует определенное сходство между тем, как функционируют ганглиозные клетки сетчатки и омматидии глаза мечехвоста *Limulus*. Как правило, ганглиозные клетки сетчатки по отдельности не возбуждаются. Сложные взаимосвязи, существующие между клетками ганглиозного уровня сетчатки, позволяют с уверенностью сказать, что

в любой момент времени многие клетки создают потенциалы действия, одновременно активно участвуя в латеральном взаимодействии. Следовательно, клетки сетчатки человеческого глаза через латеральное торможение влияют на активность друг друга, обеспечивая тем самым восприятие краев и границ.

Полосы Маха. Латеральное торможение важно в тех случаях, когда соседние омматидии освещаются светом разной интенсивности, т. е. в тех случаях, когда есть четкая разница между слабо и ярко освещенными поверхностями, воздействующими на глаз, — на границах световых паттернов. Например, если смотреть на узор, образованный рядом одинаковых прямоугольников, цвет которых постепенно изменяется от черного к белому (рис. 6.2, *а*), левая часть каждого вертикального прямоугольника будет казаться немного светлее его правой части, и возникнет эффект краевого контраста, который иллюстрируется рис. 6.2, *б* и *в*.

Однако вся поверхность каждого прямоугольника от одного края до другого однородна, т. е. обладает одинаковой светимостью, в чем легко убедиться, если рассматривать каждый прямоугольник поочередно, прикрыв остальные. Приграничные участки, кажущиеся темнее или светлее, чем они есть на самом деле, называются **полосами Маха** (в честь Эрнста Маха, австрийского физиолога и пси-

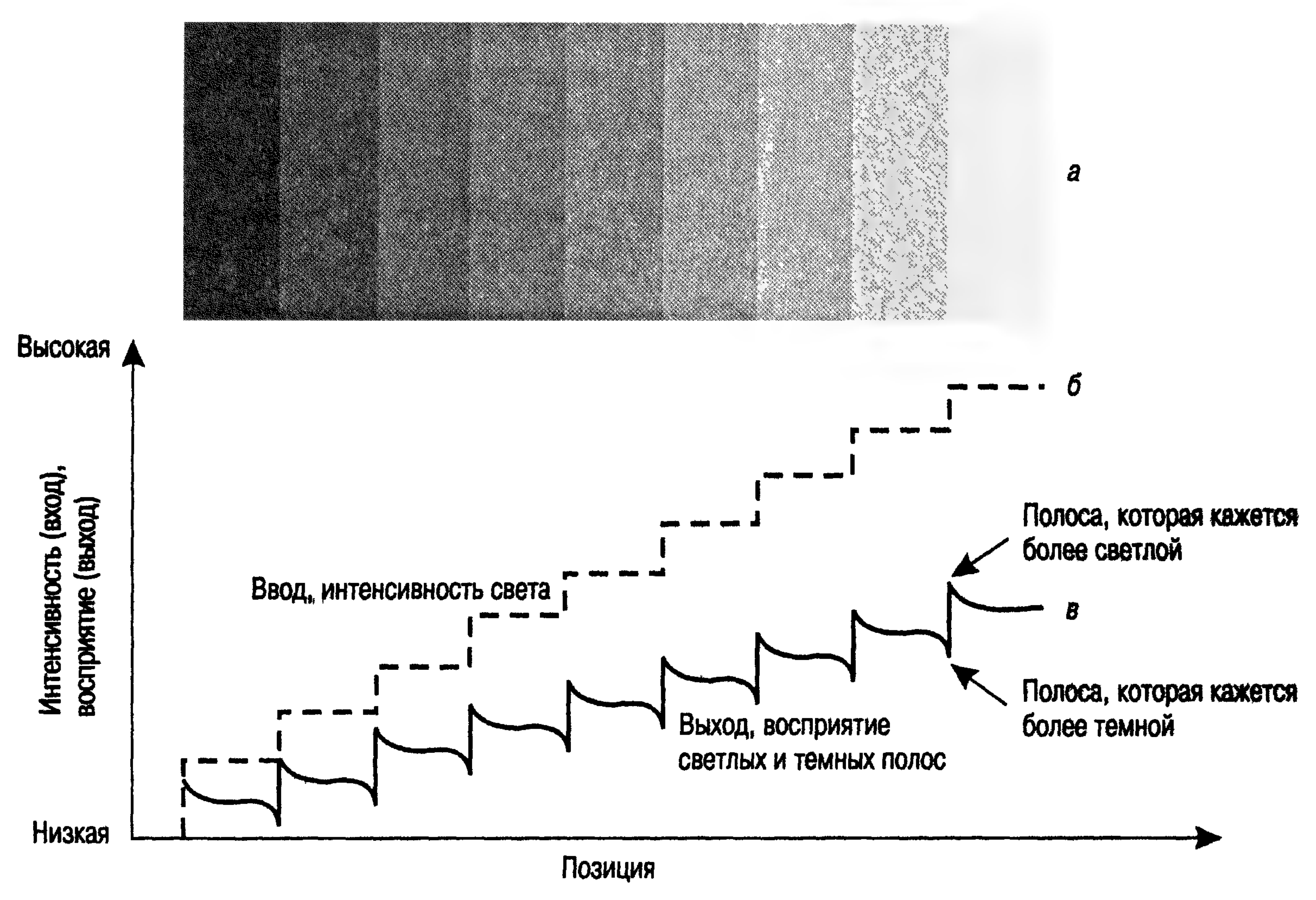


Рис. 6.2. Полосы Маха

а – ряд одинаковых прямоугольников, цвет которых постепенно изменяется от черного к белому. *б* – график физической интенсивности этого узора представляет собой зигзагообразную кривую («лестницу»). *в* – левый край каждого прямоугольника, изображенного на *а*, граничащий с более темным прямоугольником, кажется светлее, чем его остальная часть, а правый край, граничащий с более светлым «соседом», – более темным. (Не исключено, однако, что несовершенство полиграфии могло исказить этот эффект.) Для наглядности кривые, характеризующие физическую интенсивность (ввод) и восприятие (выход), представлены вертикально в одних и тех же координатах

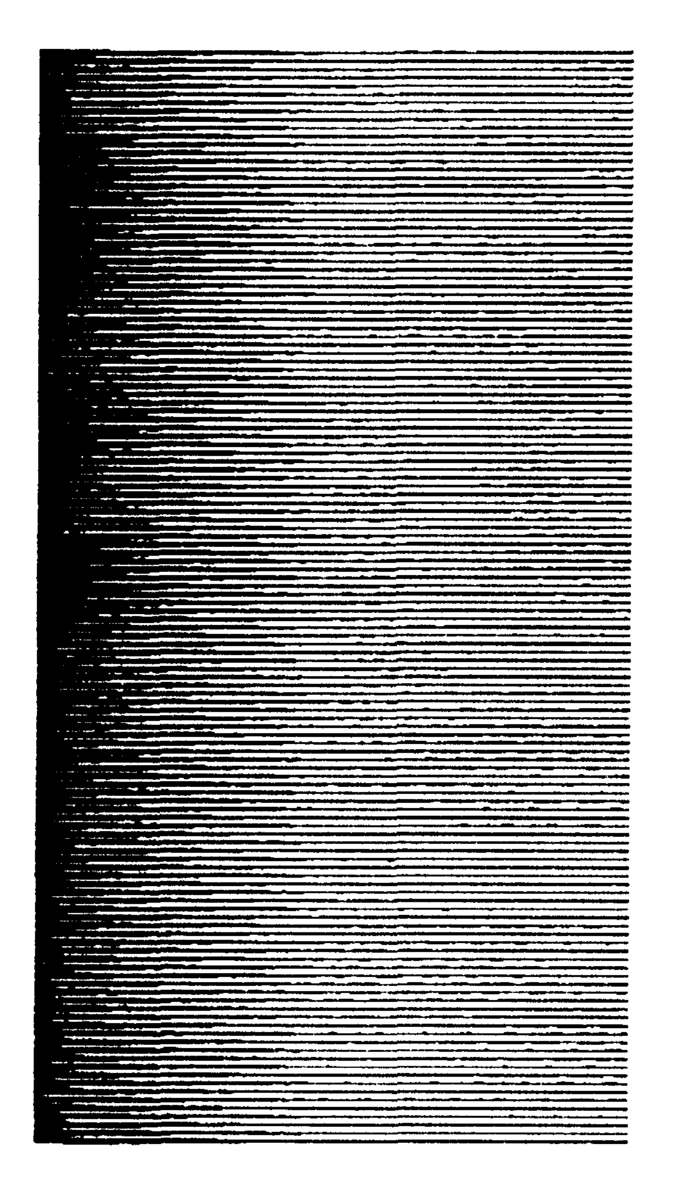


Рис. 6.3. Полоса Маха

Если рассматривать этот рисунок с короткого расстояния, то в центре паттерна, образованного горизонтальными линиями, можно увидеть белую полосу. Причиной этой иллюзии является контраст, создаваемый взаимным расположением линий

холога XIX в., впервые описавшего это явление). На рис. 6.3 представлена белая полоса Маха.

Полосы Маха — пример процесса, происходящего на участках с наибольшей разницей в светимости. Физический контраст, объективно существующий на границе или на краю, становится еще заметнее. Объяснение полос Маха с точки зрения латерального торможения на уровне ганглиозных клеток сетчатки представлено на рис. 6.4.

Субъективное восприятие отраженного света — полосы Маха — результат взаимного влияния светимости приграничных участков. Справа, на светлом участке, клетки *D* и *E* освещены одинаково, но поскольку клетка *D* прилегает к менее освещенной клетке *C*, она менее заторможена, чем клетка *E* (т. е. ее тормозит только клетка, расположенная с одной стороны от нее). Именно поэтому клетка *D* демонстрирует бо́льшую нейронную активность, чем клетка *E*, и стимулирующий клетку *E* участок кажется более светлым, нежели примыкающий к нему.

Теперь рассмотрим нейронную активность клетки *C*, расположенной на краю темного прямоугольника. Уровень ее стимуляции столь же невысок, как и уровень стимуляции клетки *B*. Однако в то время как клетка *C* слабо тормозится соседней клеткой *B*, она сильно тормозится другой соседней клеткой — ярко освещенной клеткой *D*. В результате, хотя клетки *B* и *C* и освещены одинаково, клетка *C*, расположенная точно на границе освещенности, тормозится сильнее, чем клетка *B*. Следовательно, ее нейронная активность понижена, и поэтому стимулирующий ее участок кажется более темным, чем любой другой участок физически однородного темного прямоугольника. Взаимное торможение соседних рецепторов является причиной того, что границы или края заметно выделяются на фоне паттерна. Темный край кажется более темным, чем он есть на самом деле, а светлый — более светлым. Подводя итоги, можно сказать, что латеральное торможение является следствием стимулирования рецепторов сетчатки, взаимодействующих между собой. Роль латерального торможения в восприятии заключается в том, что оно усиливает разницу в нейронной активности рецепторов, стимулируемых участками, лежащими на границе свет—тень.

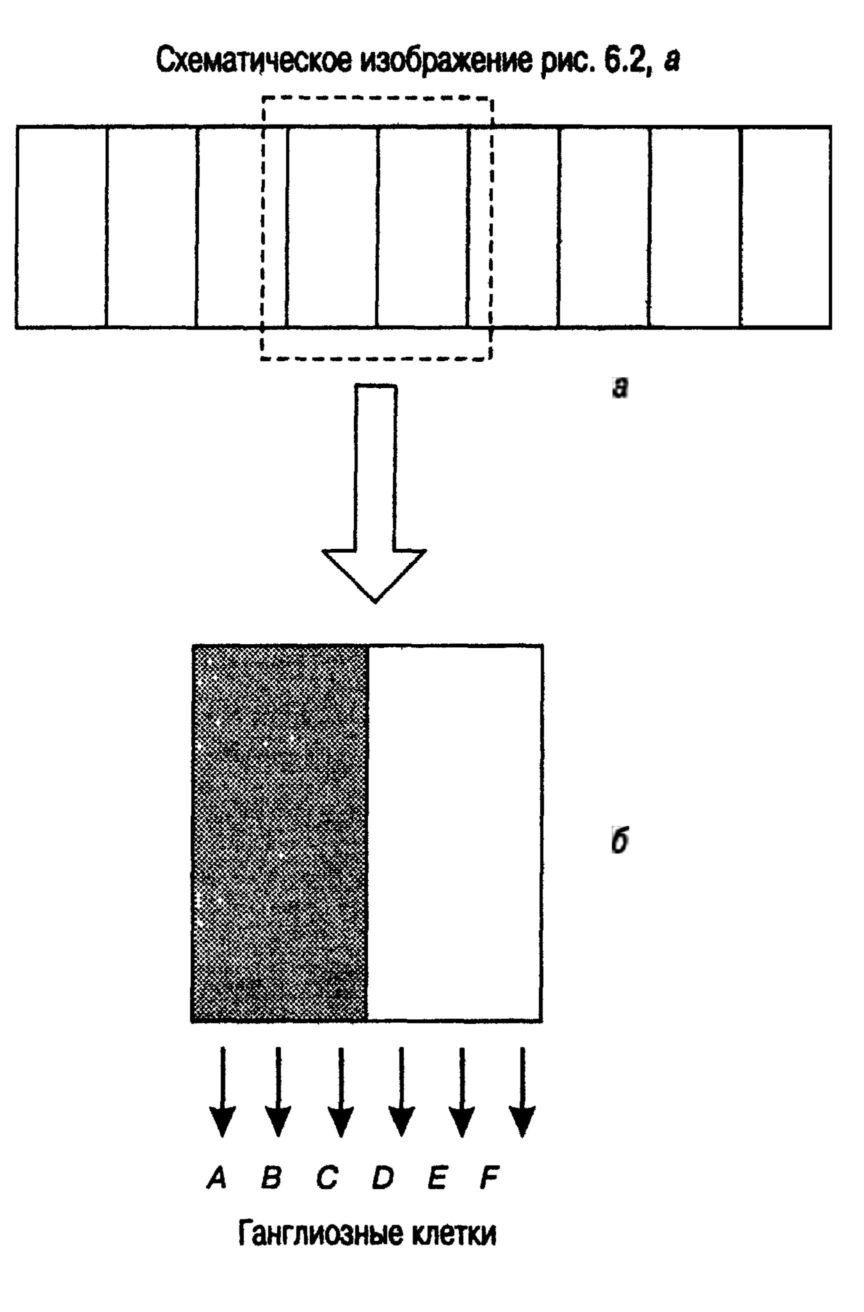
Одна функция латерального торможения ясна: оно усиливает восприятие границ и краев. Поскольку восприятие границ и краев является элементом восприятия контура и формы, усиление воспринимаемости границ является необходимой стадией этого процесса. Кроме того, латеральное торможение облегчает зрительное восприятие отсутствия непрерывности, или прерывистости, без которого, как станет ясно из дальнейшего изложения, невозможно стабильное восприятие формы.

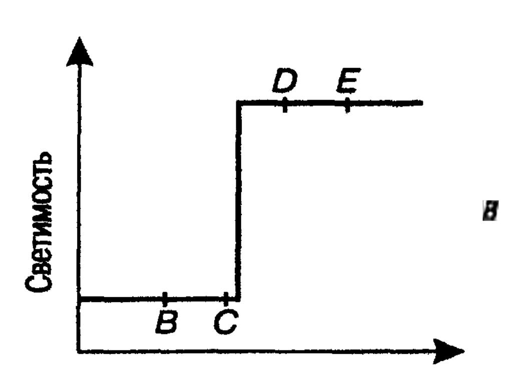
Рис. 6.4. Схема латерального торможения и полос Маха

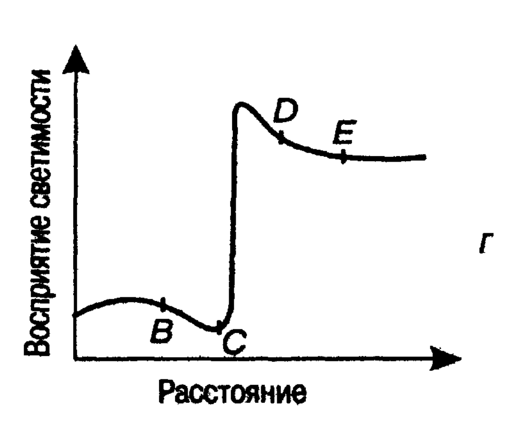
а – схематическое изображение паттерна изменения светимости прямоугольников рис. 6.2, *а*. *б* – увеличение двух соседних контрастных прямоугольников – светлого и темного. Когда свет, отражающийся от этих прямоугольников, попадает на сетчатку, резкое изменение светимостей прямоугольников сказывается на клетках *C* и *D*. Вспомните, что чем выше освещенность, тем сильнее проявляется эффект торможения (рис. 6.1, *б*). Предположим, что латеральное торможение каждой из двух соседних клеток, вызываемое более светлым из двух прямоугольников, равно 2 единицам торможения, а латеральное торможение, вызываемое более темным, – 1. Следовательно, торможение клетки *E* будет равно 4 единицам (2 единицы она «получит» от клетки *D* и 2 – от клетки *F*), а торможение клетки *D*, расположенной непосредственно на границе темного и светлого прямоугольников, будет равно только 3 единицам (1 она «получит» от клетки *C* и 2 – от клетки *E*), а это значит, что клетка *D*, стимулированная на границе большей и меньшей светимости, *менее* заторможена, чем клетка *E*, в результате чего и «просигнализирует» о наличии большего количества света. Именно поэтому приграничный участок и воспринимается как более светлый.

Рассмотрим нейронную активность клетки *C*, расположенной на краю темного прямоугольника: уровень ее стимуляции так же низок, как и уровень стимуляции клетки *B*. Однако в то время как *C* слабо тормозится соседней с ней клеткой *B* (1 единица), она сильно тормозится расположенной с другой стороны от нее и более ярко освещенной клеткой *D* (2 единицы). Торможение, получаемое клеткой *B*, равно 2 единицам (она получает по одной единице от клеток *A* и *C*), а торможение, получаемое клеткой *C*, – 3 единицам (она получает 1 единицу от клетки *B* и 2 – от клетки *D*). Следовательно, хотя клетки *B* и *C* освещены одинаково, клетка *C*, расположенная на границе светлого и темного прямоугольников, тормозится сильнее, нежели клетка *B*, а это значит, что нейронная активность клетки *C* понижена и участок, стимулирующий ее, кажется более темным, чем любой другой участок прямоугольника, светимость всех участков которого физически одинакова.

Влияние разной степени торможения клеток *C* и *D*, проявляющееся в полосах Маха, представлено на рисунках *в* и *г*. *в* – кривая распределения светимостей двух граничащих прямоугольников, *г* – перцептивные эффекты разной светимости.







Однако сначала мы рассмотрим два эффекта контраста, в которых прилегающие друг к другу светлые и темные участки пространственно взаимодействуют между собой, снижая уровень восприятия светлоты (*решетка Германна*) или повышая его (*светлотный контраст*).

Решетка Германна

Рассмотрим **решетку Германна,** представленную на рис. 6.5, *а*.

Хотя светимость белых полос абсолютно одинакова по всей их длине, на их пересечениях, в местах схождения четырех черных углов, видны едва различимые «фантомные» серые пятна. Как и полосы Маха, они — следствие взаимного влияния светимостей разных участков. Полагают, что эти серые пятна возникают в результате нейронной активности ганглиозных клеток сетчатки с антагонистическими рецептивными полями, организованными по принципу концентрических окружностей (Jung & Spillman, 1970). Как следует из рис. 6.5, *б*, периферический участок рецептивного поля некоего рецептора (предположим, что центр рецептивного поля этого рецептора возбуждается, а периферия — тормозится), активируемого участком пересечения белых полос, оказывается более освещенным, чем периферический участок рецептивного поля рецептора, стимулируемого участком

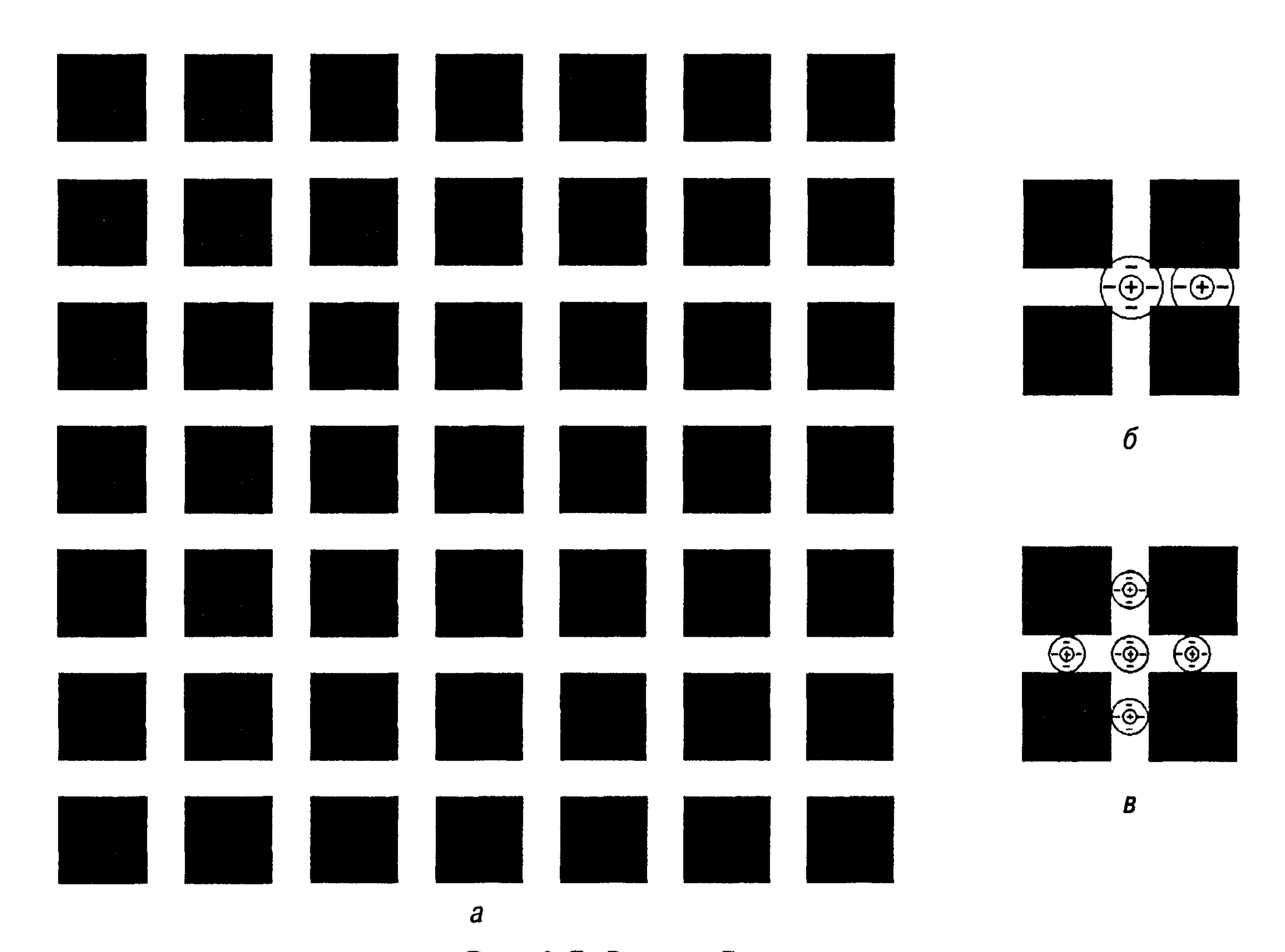


Рис. 6.5. Решетка Германна

а – всмотритесь в узор решетки, и в местах пересечений белых линий появятся едва различимые «фантомные» серые пятна. *б* – схематическое изображение взаимодействия эффектов возбуждения и торможения рецептивных полей, находящихся под воздействием незафиксированных пересечений белых линий решетки. *в* – схематическое изображение взаимодействия эффектов возбуждения и торможения рецептивных полей в случае, когда пересечения белых линий зафиксированы и проецируются на центральную ямку

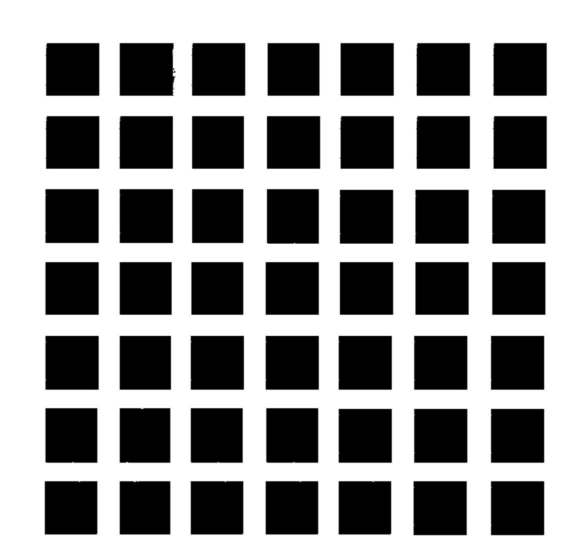
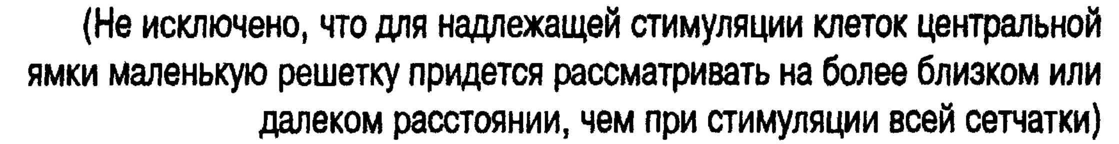


Рис. 6.6. Схема стимуляции рецептивного поля клеток центральной ямки



(Не исключено, что для надлежащей стимуляции клеток центральной ямки маленькую решетку придется рассматривать на более близком или далеком расстоянии, чем при стимуляции всей сетчатки)

белой линии, удаленным от места их пересечения (4 единицы в первом случае и 2 — во втором). Следовательно, влияние торможения сильнее сказывается на рецепторах, стимулированных участками пересечения белых линий, и эти участки кажутся менее освещенными. Светимость участков пересечения ослабевает по сравнению со светимостью соседних участков — отсюда и появление серых пятен.

Рассматривая рис. 6.5, *а*, убеждаешься также и в том, что серые пятна не появляются в том случае, когда образы пересечений проецируются на центральную ямку, а только тогда, когда они проецируются на периферию сетчатки. Отчасти это связано с тем, что рецептивные поля рецепторов центральной ямки значительно меньше рецептивных полей рецепторов периферии сетчатки (Frishy, 1980; Jung & Spillman, 1970). Следовательно, когда вы смотрите *прямо* на пересечение белых линий, вы стимулируете клетки с рецептивными полями, имеющими такие маленькие центры и периферии, что *они* попадают под воздействие участка пересечения. Подобная ситуация схематически представлена на рис. 6.5, *в*, на котором изображен участок решетки, стимулирующий маленькие рецептивные поля клеток центральной ямки. Возбуждаемые центры и испытывающие торможение периферии этих рецептивных полей освещаются одинаково, вследствие чего все клетки вокруг участка фиксации реагируют одинаково даже при стимуляции участком пересечения белых линий. Именно поэтому пересечение не кажется темнее любого прилегающего к нему участка белой линии и не видно никаких серых пятен. Вывод, который можно сделать из этих наблюдений, заключается в следующем: если участки пересечений линий решетки сделать достаточно маленькими, серые пятна будут видны на *каждом* пересечении независимо от фиксации взгляда. Правильность подобного вывода подтверждается рис. 6.6. Белые линии изображенной на нем решетки настолько тонки, что маленькие рецептивные поля клеток центральной ямки, организованные по принципу «центр—периферия», не «помещаются» в ней и преобладает торможение, благодаря которому в местах пересечения появляются серые пятна.

Светлотный контраст

Другой формой пространственного взаимодействия соседних контрастных участков является **светлотный контраст**. Он заключается в том, что светлота небольшого замкнутого объекта зависит от интенсивности светлоты обширного участка фона, на котором этот объект находится. Явление светлотного контраста иллюстрируется рис. 6.7.

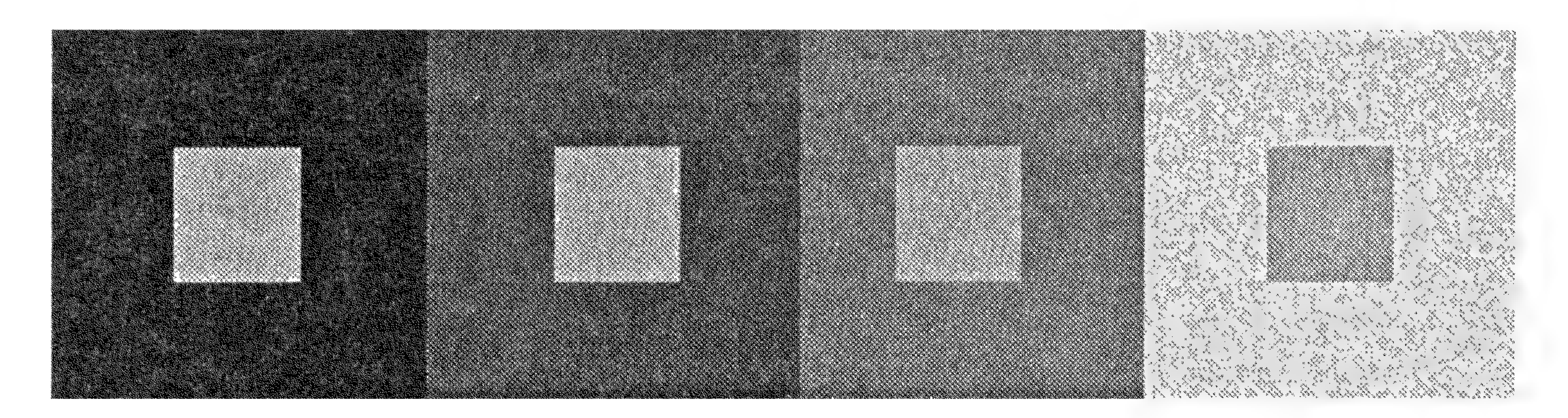


Рис. 6.7. Светлотный контраст

Все 4 внутренних квадрата физически идентичны, но представлены на разном фоне, и поэтому кажется, что они отличаются по светлоте

С точки зрения отражаемого ими света все 4 серых внутренних квадрата идентичны, однако кажется, что они отличаются по светлоте. Внутренний квадрат на темном фоне (левый край) кажется светлее, чем физически идентичный ему квадрат на светлом фоне (правый край), а это значит, что воспринимаемая светлота поверхности зависит от интенсивности ее фона. (В данном контексте термином *светлота* обозначается такое свойство поверхности, восприятие которого относительно независимо от изменений интенсивности отражаемого ею света. Как уже отмечалось в главах 3–5, *яркость* характеризует субъективный эффект восприятия, зависящий от интенсивности света, т. е. изменения интенсивности вызывают изменения яркости. Обратите внимание на то, что контраст скорее способствует проявлению эффектов светлоты, нежели яркости.)

Изменение стимула

Явления, вызываемые контрастом, способствуя восприятию контуров, краев и границ предметов, облегчают восприятие их формы. Аналогичную контрасту роль играет и изменение условий стимуляции — *изменение* светового паттерна, воздействующего на сетчатку, которое тоже имеет принципиальное значение для восприятия контуров и границ объектов. Ниже будут описаны два примера необычных условий стимуляции, подтверждающие справедливость этих слов.

Ganzfeld: восприятие однородного поля

Обычно стимулирование, исходящее от окружающей среды, вариативно и дискретно, т. е. *изменчиво,* и эта изменчивость свойственна как светимостям поверхностей, так и их текстурам. Но если мы смотрим на совершенно лишенное текстуры однородное по своей яркости поле, называемое немецким словом ***Ganzfeld*** («единое поле»), мир представляется нам неструктурированным, неопределенным и лишенным ориентиров.

Известны несколько способов создания *Ganzfeld.* Один из них заключается в том, что испытуемым предлагают смотреть через полупрозрачный шар (Gibson & Waddell, 1952) или надевают на глаза полусферы — половинки шарика для пинг-понга (Hochberg, Trieblel & Seaman, 1951). При таких условиях испытуемые видят перед собой уходящее вдаль, однообразное, лишенное отличительных особенностей пространство. Одним из характерных признаков такого зрительного образа

является «рассеянный туман» (Cohen, 1957, p. 406) Подобная однородность абсолютно противоестественна, и такое примитивное восприятие может возникнуть только в результате очень примитивной стимуляции. Как правило, испытуемые сообщают, что при освещении *Ganzfeld*-поверхности окрашенным светом через несколько минут окраска перестает восприниматься (Hochberg et al., 1951; Cohen, 1958). Восприятие формы в *Ganzfeld*-условиях остается примитивным и после внесения в его светимость таких незначительных изменений, как тень или постепенное изменение интенсивности. Дальнейшие изменения раздражителя — использование определенных контуров — превращают *Ganzfeld* в некую конкретную фигуру и фон, при этом и формы, и фигуры, и поверхности могут стать воспринимаемыми. Нет ничего удивительного в том, что полнота восприятия формы зависит от того, насколько кардинально изменяется раздражитель.

Стабилизированный образ

Ощущения, возникающие под воздействием *Ganzfeld*, свидетельствуют о том, что при единообразной стимуляции эффективное функционирование зрительной системы невозможно. Необходимо, чтобы воздействующий на нее свет был прерывистым и контрастным: для восприятия формы предметов важны такие характеристические признаки проецируемого на сетчатку зрительного образа, как края его разных участков и границы между ними. В реальных условиях именно так и бывает. Как отмечалось в главе 4, глаз постоянно находится в движении. Непроизволь-

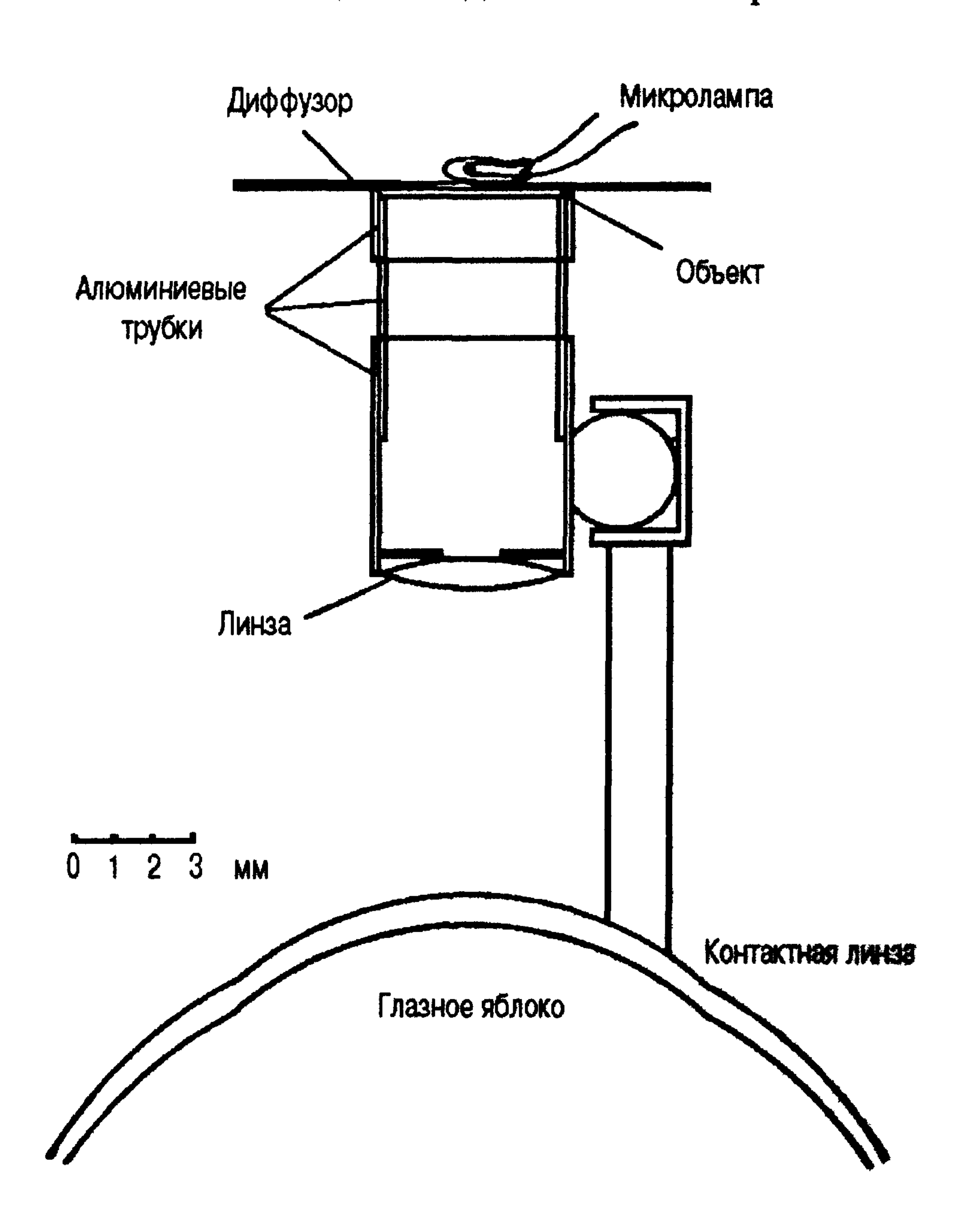


Рис. 6.8. Приспособление для стабилизации образа на сетчатке Вес прибора не превышает 0,25 г. (*Источник*: Pritchard, Heron & Hebb, 1960, p. 69)

ные тремороподобные движения (так называемые микродвижения) совершаются глазом даже тогда, когда он зафиксирован на неподвижном предмете, вследствие чего образ предмета на сетчатке постоянно перемещается. Однако есть возможность контролировать и устранять это влияние. Известно несколько способов стабилизации образа на сетчатке, однако поскольку их результаты аналогичны, можно ограничиться рассмотрением лишь одного из них. Контактная линза, снабженная миниатюрным оптическим проектором, фиксируется непосредственно на роговице (рис. 6.8).

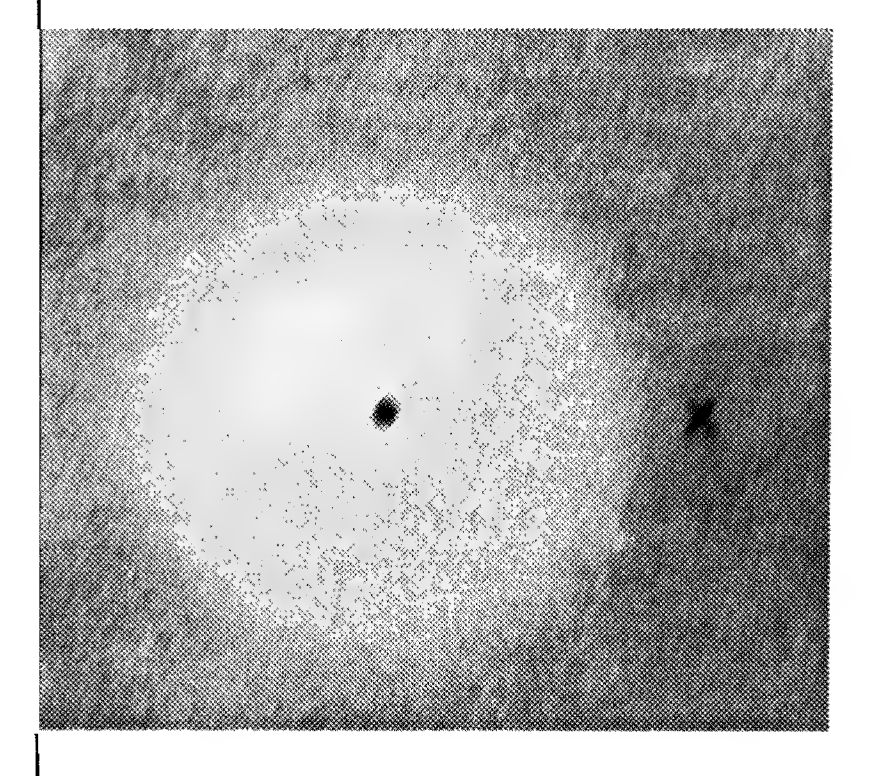
Приспособление устанавливается таким образом, что хорошо сфокусированный образ проецируется на центральную ямку. Поскольку контактная линза и проектор двигаются вместе с глазом, движения глазного яблока не вызывают перемещения по центральной ямке спроецированного на нее образа. В результате устраняется влияние микродвижений глаз, которые в обычных условиях вызывают незначительное смещение образа, а **стабилизированный образ**, созданный этим или другим способом, быстро блекнет и исчезает, и вместо него появляется неструктурированное, бесформенное серое поле. Однако изменение условий стимуляции, например мелькание или перемещение стимула или изменение его интенсивности, быстро восстанавливает восприятие определенной формы.

Экспериментальное подтверждение

Изменение условий стимуляции и восприятие контура

Роль изменений условий стимуляции в восприятии контура иллюстрирует рис. 6.9.

Два диска отражают равное количество света, однако у них разные контуры – у диска 1 он размытый и неопределенный, а у диска 2 – хорошо очерченный и четкий. Пристальное всматривание одним глазом в центр фиксации диска 1 приводит к тому, что вскоре его образ блекнет и исчезает. Но стоит моргнуть или перевести взгляд вправо, на центр фиксации X, как он снова появляется. Что же касается диска 2, то даже продолжительное всматривание в него не приводит к исчезновению его образа.



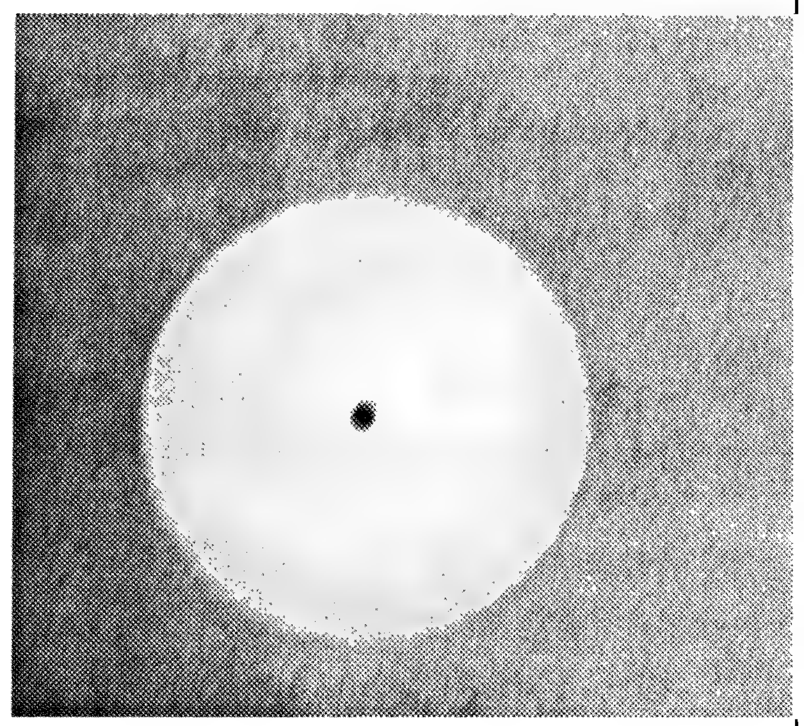


Рис. 6.9. Влияние стабилизации образа
Экспериментальное подтверждение описано в тексте (Cornsweet, 1969, p. 409)

Объяснение этого явления изложено выше, при описании условий стимуляции и адаптации: для поддержания способности к восприятию все сенсорные каналы требуют определенных изменений условий стимуляции. При фиксации взгляда на диске 2 глаз совершает в определенном ритме ряд очень незначительных и отрывистых непроизвольных движений, воспринимаемых сетчаткой как существенное изменение интенсивности. Благодаря рефлекторным движениям глаза стимуляция сетчатки четко очерченным контуром все время изменяется, что и делает диск постоянно видимым. Теперь рассмотрим влияние движений глаза на восприятие круга 1. Из-за его расплывчатого контура непроизвольные движения глаза приводят лишь к несущественным изменениям интенсивности сетчаточного образа. Иными словами, при стабилизации образа изменения условий стимуляции вследствие этих непроизвольных движений недостаточны для того, чтобы поддерживать способность зрительной системы к восприятию. При этих условиях нигде на сетчатке не наблюдается даже незначительных изменений интенсивности. А это значит, что диск с расплывчатым контуром может снова стать видимым только после весьма заметного изменения освещенности, что достигается либо морганием, либо достаточно большой амплитудой движения глаза (такой, например, как при переводе взгляда вправо, на знак X).

Как следует из рис. 6.9, стабилизация образа на сетчатке, или устранение влияния микродвижений глаз как способ изменения условий стимуляции, приводит к тем же результатам, что и *Ganzfeld*. В обоих случаях движения глаз оказываются неспособными изменить паттерн стимуляции. Эти результаты свидетельствуют о том, что для образования и поддержания информативного зрительного образа стимуляция зрительной системы (и образ на сетчатке) должны быть дискретными.

Анализ пространственной частоты

Теперь мы уже знаем, что и явление контраста, и изменение паттерна стимуляции оказывают весьма заметное влияние на способность зрительной системы к восприятию деталей. Очевидно, что контраст между прилегающими друг к другу светлыми и темными участками усиливает восприятие светлоты. Если внимательно осмотреть то, что в данный момент находится у нас перед глазами, не обращая внимания на цвета, то даже поверхностный анализ позволит сказать, что мы видим чередование светлых и темных участков. Любую сложную визуальную картину можно представить в виде мозаики, или матрицы, светлых и темных зон. При составлении таких матриц наиболее релевантными считаются два компонента: *число* контрастных светлых и темных участков (или их *частота*) и степень *контраста* между соседними светлыми и темными участками. Каким бы искусственным и механистическим ни казался этот анализ, указанные компоненты визуального паттерна достаточно информативны и могут охарактеризовать любую сложную картину; они с успехом использовались для описания базовых единиц, используемых зрительной системой для кодирования визуальной информации об окружающем мире. (Однако, как будет показано ниже, психологами найдено и идентифицировано много других компонентов физических раздражителей, которые также используются для этой цели.)

Пространственные частоты

Любой участок поля зрения, образованный контрастными светлыми и темными участками, можно проанализировать и трансформировать в его **пространственную частоту** — в число вариаций светимости на определенном участке пространства. Для большей наглядности пространственную частоту можно определить как *число циклов* чередования темных и светлых полос на данном участке поля зрения. Чем больше полос приходится на единицу площади паттерна, тем выше его пространственная частота. Следовательно, паттерны с высокими пространственными частотами состоят из мелких деталей, паттерны с низкими пространственными частотами — из крупных элементов На практике пространственной частотой называют число циклов изменения светимости на один градус угла зрения (*циклов/градус*). Подобное определение связывает единицы измерения пространственной частоты со специфической единицей измерения величины образа на сетчатке — *углом зрения* (см. главу 4) и устраняет необходимость специально оговаривать связь между величиной конкретных контрастных участков и расстоянием, с которого они воспринимаются.

Решетчатые паттерны и контраст. *Решетчатыми паттернами* называются паттерны, состоящие из примыкающих друг к другу светлых и темных полос. Они используются в качестве «строительных блоков» при создании сложных зрительных композиций, и в этом заключается их практическая ценность, Примеры типичных решетчатых узоров представлены на рис. 6.10, *а*, *б* и *в* Под каждым узором приведены соответствующие им распределения интенсивности света, называемые *профилями светимости*. Обратите внимание на то, что полосы решеток, представленных на рис. 6.10, *а* и *б*, не имеют четких, хорошо очерченных краев, их заменяет постепенный переход от светлых участков к темным. В соответствии с этим профили светимости этих паттернов представляют собой синусоиды, а подобные решетки называются *синусоидальными*, или *синусоидально-волновыми* (*sine-wave*) *решетками*. Известны также и паттерны, профили светимости которых больше похожи на изломанные прямые, чем на кривые. На рис. 6.10, *в* представлен такой паттерн, называемый *квадратурно-волновой решеткой*. Квадратурно-волновый профиль светимости соответствует серии регулярно повторяющихся темных и светлых полос с четкими краями.

Кривая распределения интенсивности, представленная профилем светимости паттерна решетки (под каждым паттерном приводится его профиль светимости), отражает степень контраста, характерную для всего паттерна. Обратите внимание на то, что все узоры, представленные на рис. 6.10, имеют одинаковое количество циклов, или одинаковую пространственную частоту, но отличаются друг от друга распределением интенсивности, или контраста. Слово «*контраст*» в данном контексте употребляется для обозначения разницы в светимости темных и светлых полос. Чем больше разница, тем больше и контраст.

Ряд Фурье. Каким образом сложная зрительная картина связана с паттернами синусоидальных решеток, о которых мы только что рассказали? Прежде всего вспомните, что визуальный образ представляет собой паттерн освещенностей, т. е. он представляет собой сумму ряда простых компонентов Используя специальный математический прием, называемый **анализом Фурье**, можно трансформировать

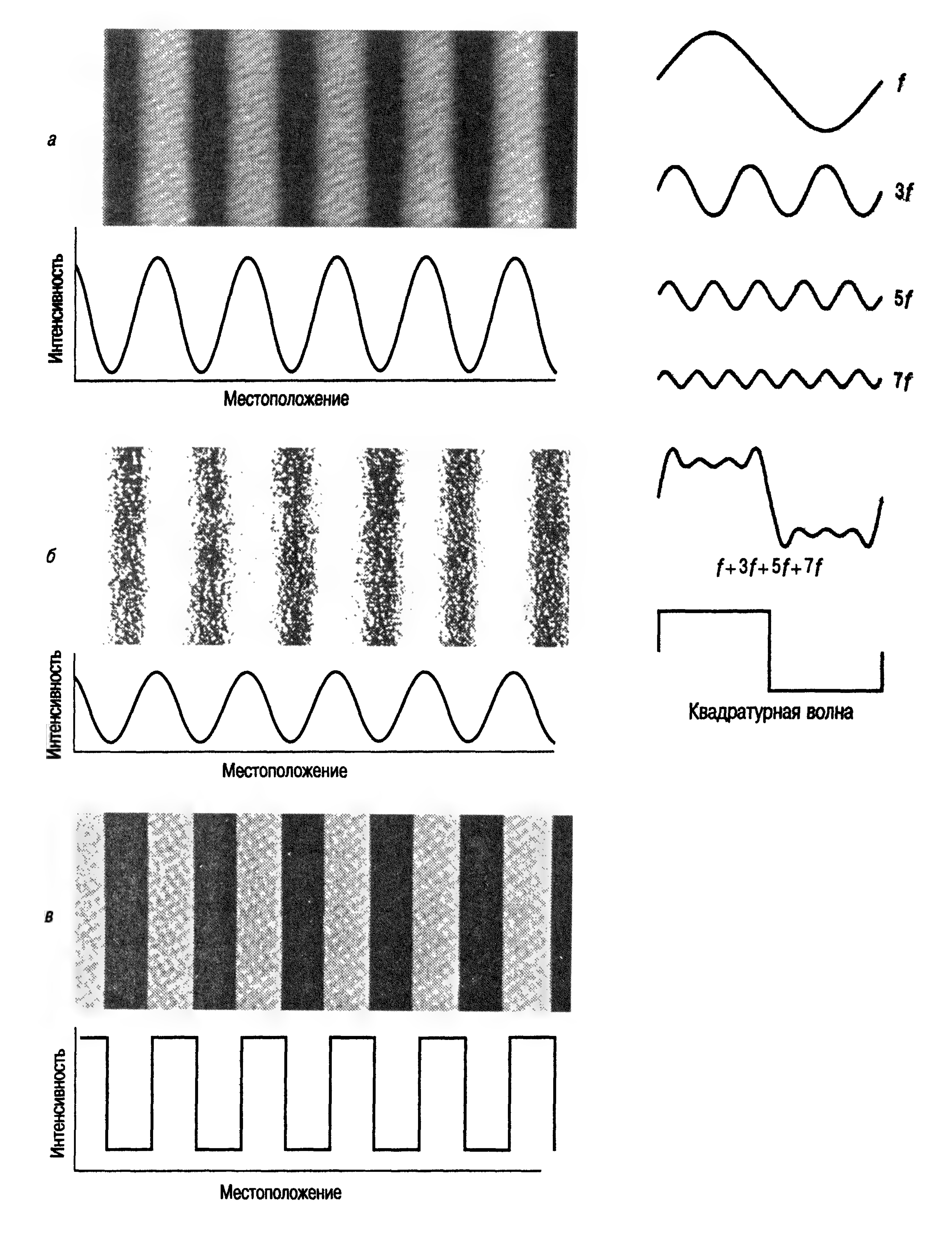


Рис. 6.10. Типы решеток, под каждым из них представлен соответствующий ему профиль светимости *а* – решетка синусоидального типа *б* – синусоидальная решетка с той же частотой, что и *а*, но менее контрастная *в* – решетка квадратурно-волнового типа *г* – синтез квадратурной волны с помощью синтеза Фурье. Сложение компонентов Фурье приводит к аппроксимации квадратурной волны (*f* представляет собой частоту исходной синусоиды, соответствующей одному циклу)

сложное пространственное распределение освещенности всей зрительной картины в синусоидальные волны ее простых компонентов, называемые *компонентами Фурье*. Этот прием основан на *теореме Фурье,* математическом принципе, сформулированном в начале XIX в. французским физиком и математиком Жаном Батистом Фурье (1768–1830). Коротко ее суть можно сформулировать следующим образом: любой сложный паттерн, состоящий из простых повторяющихся элементов, может быть представлен рядом простых синусоидальных волн. Как сказано выше, ряд Фурье позволяет проанализировать любой паттерн, или зрительный образ, независимо от степени сложности как совокупность синусоидальных волн его/ее компонентов.

Точно так же возможно и обратное действие — суммирование синусоидальных волн компонентов для получения сложного паттерна. Этот рекомбинационный процесс называется *синтезом Фурье*. Пример синтеза Фурье, представленный на рис. 6.10, *г*, показывает, как следует объединить синусоидальные волны *f, 3f, 5f* и *7f*, чтобы образовался паттерн, распределение интенсивностей, или профиль светимости, которого приближается к квадратурной волне *f+3f+5f+7f*. Обратите внимание на то, что сходство этого распределения с распределением, представленным на рис. 6.10, *в*, возрастает по мере того, как надлежащим образом прибавляются более высокие частоты (например, *9f, 11f, 13f*).

Детекторы пространственной частоты. Предположим, что зрительная система выполняет анализ пространственной частоты сложного объекта. Скорее всего, этот объект, разложенный и проанализированный так, как описано выше, будет содержать участки с высокой и с низкой пространственной частотой и с высокой и низкой контрастностью. Четко просматриваемым, текстурированным участкам зрительного образа будут соответствовать высокие пространственные частоты (с многочисленными изменениями светимости), а участкам, содержащим более грубые, крупные и менее детализированные элементы, — низкие пространственные частоты (с немногочисленными изменениями светимости). Как мы скоро узнаем, есть доказательства существования в зрительной системе детекторов пространственной частоты — специализированных клеток, или каналов, «настроенных» на определенные изменения светимости. Иными словами, в зрительной системе есть некие нейронные единицы, максимально чувствительные к определенным пространственным частотам. Следовательно, исходя из данных об анализе пространственной частоты можно сказать, что наше восприятие любого сложного визуального образа является результатом анализа и синтеза зрительной системой образующих его пространственных частот. А это значит, что мозг реконструирует зрительный образ объекта, интегрируя информацию о разных пространственных частотах, получаемую по разным каналам, стимулируемым его компонентами.

Функция контрастной чувствительности

Как отмечалось выше, характерными особенностями любого паттерна являются его пространственная частота (т. е. число вариаций интенсивности или светимости) и контраст (различие в интенсивностях между элементами паттерна). Существует определенная связь между пространственной частотой и контрастом: при одном и том же контрасте некоторые пространственные частоты воспринимаются

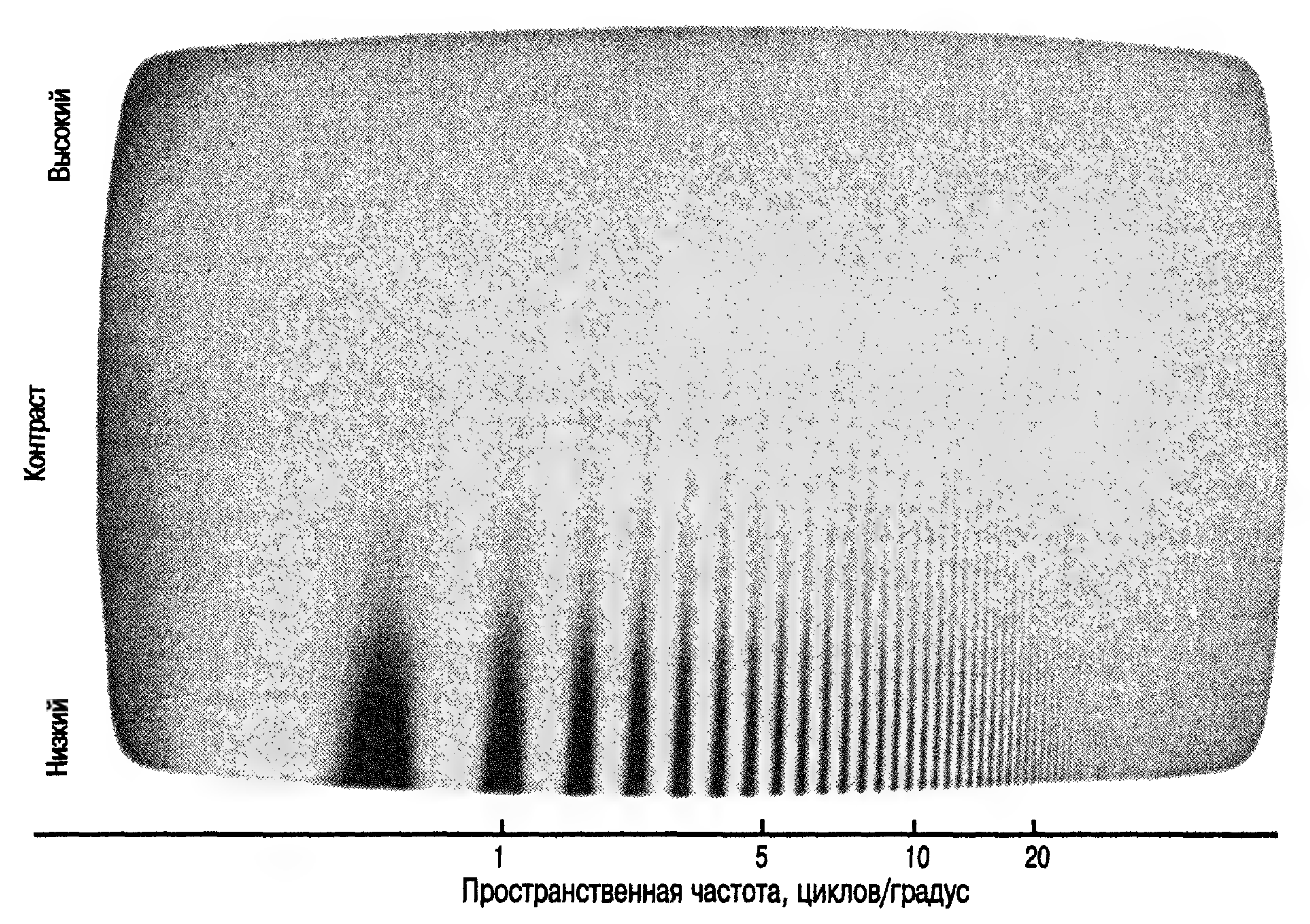


Рис. 6.11. Паттерн, содержащий синусоидальные решетки, пространственная частота которых увеличивается слева направо, а контраст – сверху вниз. Большинство людей лучше всего видят пространственные частоты в центре. Из-за недостатков полиграфии этот рисунок, на котором плохо видны или вовсе отсутствуют некоторые детали паттерна, может служить лишь приблизительной иллюстрацией

более четко, нежели другие. То, что одни пространственные частоты можно отличить от других при меньшем контрасте, свидетельствует о разной чувствительности визуальной системы к разным пространственным частотам. Это становится очевидным при рассмотрении паттернов пространственной частоты, имеющих разную светимость (рис. 6.11).

На экране представлен неоднородный паттерн синусоидальных решеток, пространственная частота которых возрастает слева направо, а контраст — сверху вниз. Чтобы различить частоты, расположенные в правой части экрана, нужна бóльшая контрастность, чем для того, чтобы различить частоты в левой части, т. е. порог восприятия этих частот выше, а чувствительность зрительной системы к ним — ниже. Иными словами, чем меньший контраст нужен для того, чтобы пространственные частоты были видимыми, тем выше чувствительность зрительной системы к этим частотам.

Рассмотрим зависимость пороговых уровней контраста и пространственной частоты, характеризующую чувствительность зрительной системы к тому интервалу пространственных частот, для которого определена эта зависимость. Связь между пространственной частотой и пороговыми уровнями контраста называется **функцией контрастной чувствительности.** Зависимость контрастной чувствительности от пространственной частоты, определенная по данным рис. 6.11, представлена на рис. 6.12 в виде функции контрастной чувствительности.



Рис. 6.12. Функция контрастной чувствительности

Кривая отражает связь порога светового контраста и чувствительности зрительной системы к разным воспринимаемым ею пространственным частотам. На левой ординате отложены значения порогов восприятия контраста, соответствующие различению каждой частоты, на правой – значения, обратные световым порогам. Средние пространственные частоты видны при меньшем световом контрасте, чем низкие или высокие. Следовательно, зрительная система обладает наибольшей чувствительностью к средним пространственным частотам, равным примерно 3 цикла/градус (вывод сделан на основании определенного изученного интервала частот). (*Источник*: Howard, 1982)

Для паттернов с низкими пространственными частотами (т. е. образованных крупными или лишенными деталей участками) порог контрастной чувствительности высок (левая ордината) и чувствительность относительно низка (правая ордината). Это значит, что для различения паттерна нужен большой контраст. По мере увеличения пространственной частоты (продвижение по экрану рис. 6.11 слева направо) световой порог, необходимый для различения паттерна, понижается и повышается чувствительность. Однако для паттернов с *очень* высокими пространственными частотами (они приблизительно представлены в правой части экрана рис. 6.11) величины световых порогов возрастают и чувствительность понижается.

На рис. 6.12 представлена зависимость физического контраста, необходимого для различения решетки, от пространственной частоты визуального паттерна (или от изменений его интенсивности). Из этого рисунка следует, что число изменений интенсивности — для превращения паттерна решетки в видимый — должно соответствовать пространственной частоте, и эти изменения проявляются наиболее отчетливо в тех случаях, когда они происходят при средних значениях пространственных частот (максимальное число изменений интенсивности соответствует пространственной частоте, равной 3 цикла/градус, что согласуется с данными рис. 6.11). Когда перемены в интенсивности происходят слишком часто (т. е. когда пространственная частота очень велика) или слишком редко (т. е. когда пространственная частота слишком мала), чувствительность к изменениям понижается. Следовательно, зрительная система менее чувствительна к очень низким и очень высоким пространственным частотам, чем к средним.

Одна из причин повышенного интереса к пространственной частоте связана с тем, что, как уже отмечалось нами, любой визуальный образ может быть представлен сложным набором паттернов, каждый из которых имеет свою собственную пространственную частоту. Неструктурированные участки визуального образа имеют низкую пространственную частоту, а элементы и участки, содержащие мелкие детали, — высокую. Следовательно, можно сказать, что, в известном смысле, на определенном уровне зрительной системы выполняется Фурье-преобразование пространственных частот, содержащихся в визуальном стимуле, т. е. определяются компоненты Фурье его паттерна. Если такой анализ будет выполнен, визуальная система получит информацию об индивидуальных синусоидальных компонентах (о компонентах Фурье) сложного паттерна. Иными словами, в зрительной системе могут быть дискретные, независимые нейроны (или каналы), каждый из которых «настроен» на определенный, но ограниченный интервал пространственных частот, чувствительность к которому у него максимальна. Один из способов доказательства независимости каналов, обрабатывающих информацию о пространственной частоте, включает использование *селективной адаптации*.

Селективная адаптация

Наличие в зрительной системе специализированных каналов, воспринимающих пространственную частоту, может быть доказано методом, основанным на **селективной адаптации**, понятие о которой было введено в главах 4 и 5 при обсуждении феномена *последействий*. Метод селективной адаптации основан на том, что наблюдатель сосредоточивает свое внимание на определенных характеристических признаках какого-либо объекта (например, на его цвете, форме или присущей данному объекту специфической пространственной частоте). Считается, что пристальное «всматривание» в подобные признаки «утомляет» нейроны или нейронные структуры, стимулируемые ими. На восприятии это сказывается таким образом, что чувствительность к определенному, пристально рассматриваемому признаку предмета уменьшается. Ниже приводится описание эксперимента, доказывающего факт существования селективной адаптации к пространственной частоте.

Можно предположить, что наблюдаемое явление — следствие влияния *селективной адаптации*. Предварительная фиксация взгляда на решетках *а* «утомила» каналы, настроенные преимущественно на восприятие низких пространственных частот (верхний паттерн на *а*). Это повлияло на восприятие средней пространственной частоты верхнего паттерна *б* таким образом, что она стала казаться выше пространственной частоты «адаптационной» решетки на *а*. Аналогичным образом адаптация, или усталость, каналов, наиболее чувствительных к высоким пространственным частотам (нижний паттерн на *а*), приводит к тому, что средняя пространственная частота нижней решетки на *б* кажется ниже, чем пространственная частота той решетки, которую вы пристально рассматривали, — решетки *а*. Следовательно, если каналы зрительной системы адаптируются (и вследствие этого становятся менее чувствительными) к паттерну с определенной пространственной частотой, восприятие решеток с аналогичными пространственными частотами изменяется именно так, как и следовало ожидать на основании допущения о существовании каналов, специализирующихся на восприятии пространственной частоты, а имен-

но в направлении, *противоположном* пространственной частоте решетки, вызвавшей селективную адаптацию.

Экспериментальное подтверждение

Роль каналов пространственной частоты в функционировании зрительной системы человека

Рассмотрим рис. 6.3. Левая верхняя решетка (рис. 6.13, *а*) имеет сравнительно низкую пространственную частоту (широкие полосы), а нижняя – высокую (узкие полосы). Пространственные частоты (ширина полос) решеток на рис. 6.13, *б* идентичны и занимают промежуточное положение между пространственными частотами решеток, представленных на рис. 6.3, *а*. Прикройте решетки на *б* и не менее 60 с внимательно рассматривайте решетки на *а*, переводя взгляд слева направо и обратно вдоль горизонтальной линии фиксации, разделяющей два паттерна. После завершения периода адаптации переведите взгляд на точку фиксации между двумя решетками (средняя пространственная частота) на *б*. Пространственные частоты *б* теперь уже не будут казаться идентичными: пространственная частота верхнего паттерна будет казаться выше пространственной частоты нижнего.

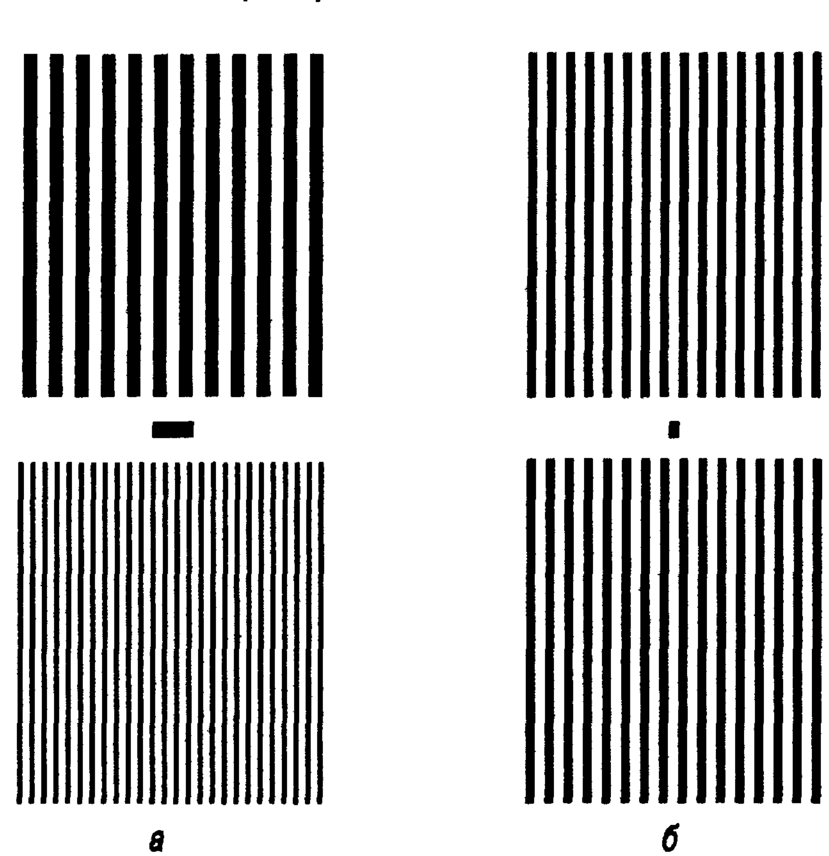


Рис. 6.13. Паттерны, рассматриваемые испытуемым, *а* и тестовые паттерны *б*, используемые для доказательства наличия в зрительной системе специализированных каналов, предназначенных для восприятия пространственной частоты. Методика проведения эксперимента описана в тексте (C. Blakemore & P. Sutton. Size adaptation: A New Aftereffect. *Science, 166*, 1969, p. 245)

Иными словами, снижение чувствительности к определенной пространственной частоте (или нескольким определенным пространственным частотам) вследствие их избирательного воздействия подтверждает наличие в зрительной системе отдельных каналов, воспринимающих разные пространственные частоты.

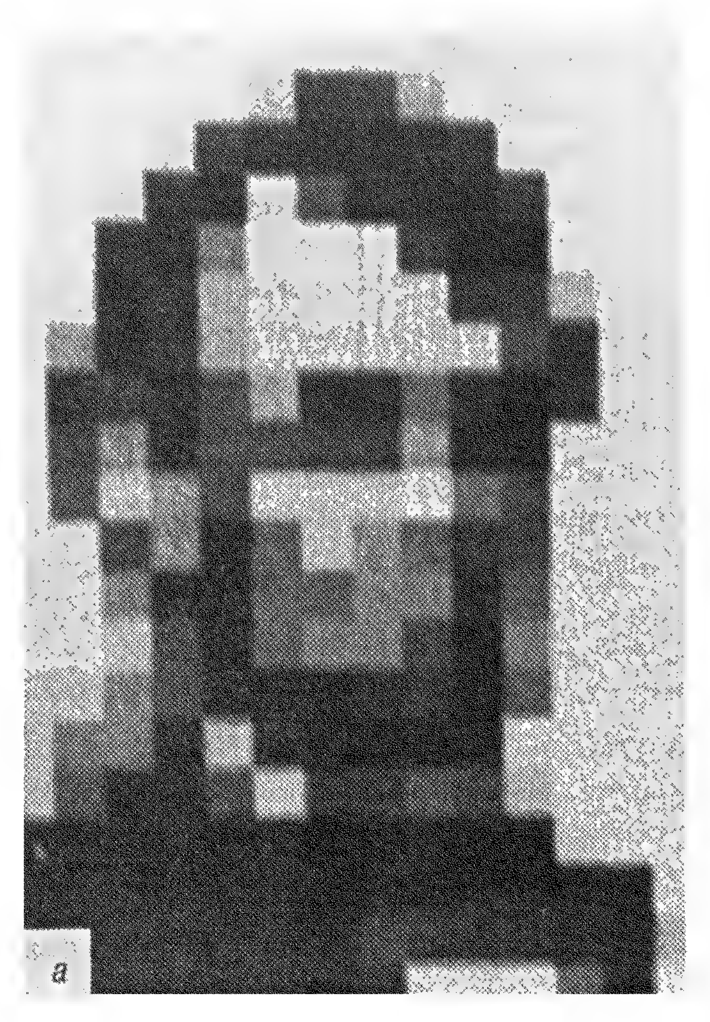
Большинство объектов, воспринимаемых зрительной системой, могут быть проанализированы с точки зрения их пространственной частоты. Описанный ниже анализ пространственной частоты сложных форм — еще одно подтверждение роли анализа Фурье в обработке зрительной информации.

Обработка зрительной информации: блок-портреты

Пример, иллюстрирующий роль анализа пространственной частоты в восприятии формы, представлен на рис. 6.14, *а*.

Фотография, так называемый блок-портрет, президента США представляет собой результат специальной компьютерной обработки традиционного портрета. Исходный портрет после обработки на компьютере был поделен на маленькие квадраты, или блоки, причем каждый из этих блоков был так воспроизведен типографским способом, что соответствующие участки исходного портрета сохранили присущую им среднюю интенсивность света и тени. Иными словами, светимость каждого блока одинакова (однородна) на всей его площади, т. е. она была поэлементно усреднена, или оцифрована (Harmon, 1973; Harmon & Julesz, 1973). Таким образом исходный портрет был превращен в набор примыкающих друг к другу светлых и темных блоков. При этом портрет лишился многих деталей и первоначальной четкости, поскольку вследствие поэлементного усреднения светимости всех блоков оригинала были удалены высокие пространственные частоты. Одновременно с этим резкие границы между блоками стали причиной возникновения своего рода *высокочастотного шума* — нежелательного последствия процесса усреднения светимостей блоков. Этот шум тоже маскирует многие информативные низкочастотные компоненты, оставшиеся от оригинального портрета.

В результате при прямом и пристальном взгляде на портрет на нем не сразу разглядишь легкоузнаваемое лицо. Узнавание значительно облегчается, если портрет оказывается не в фокусе, т. е. если смотреть на него с некоторого расстояния или сбоку. Очевидное объяснение этого явления заключается в том, что при искус-



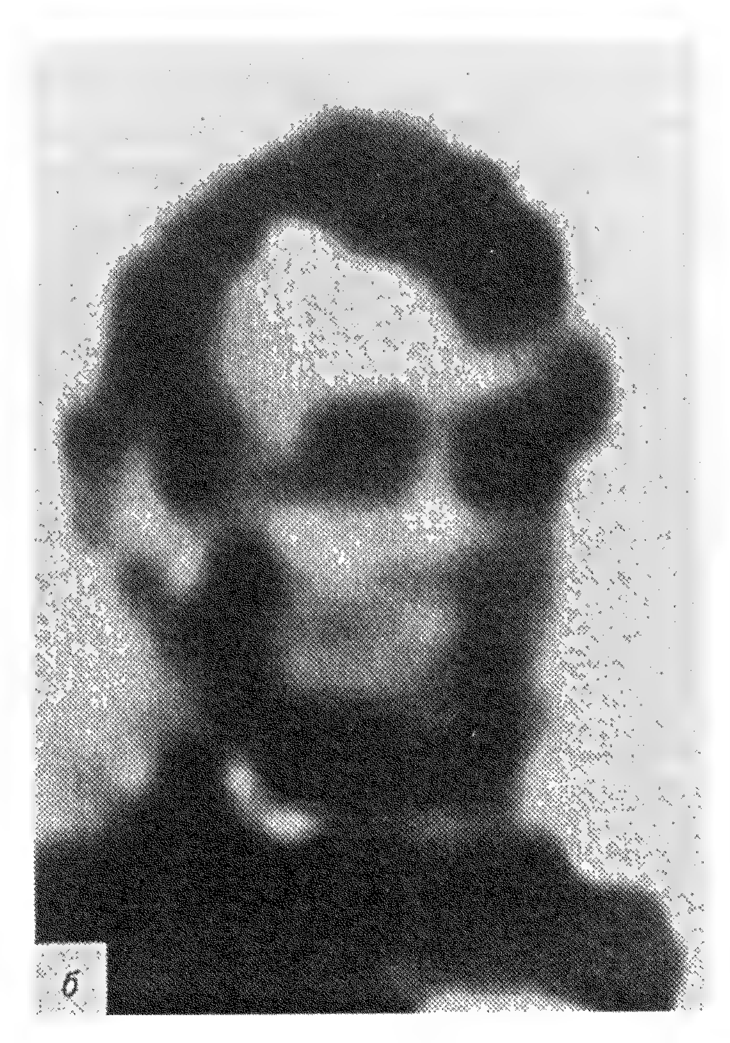


Рис. 6.14. *а* – блок-портрет, полученный на компьютере. *б* – тот же самый портрет после удаления высокочастотного шума

ственной «расфокусировке» блок-портрета избирательно отфильтровывается бо́льшая часть высокочастотного шума, образовавшегося в процессе создания блок-портрета, и общий уровень шума понижается. В результате появляется возможность воспринимать многие из оставшихся низких частот. Иными словами, при тех условиях, при которых портрет оказывается не в фокусе, уменьшается видимость искусственных резких границ между однородными квадратами, или блоками, которые образовались в результате оцифровки последних. Устранение привнесенных оцифровкой высокочастотных деталей делает видимыми низкочастотные информативные детали, что и облегчает узнавание лица. Графически это представлено на рис. 6.14, *б*.

Пространственная частота и острота зрения

Анализ функционирования зрительной системы, учитывающий ее чувствительность к светлотному контрасту, является основой для выработки более информативного и полного критерия оценки остроты зрения, например остроты разрешающей способности глаза, описанной в главе 4 и оцененной исключительно при одной пространственной частоте и при одном уровне светового контраста. Например, у человека может быть средняя чувствительность к одним пространственным частотам и чувствительность ниже средней — к другим. Известно, что возраст по-разному влияет на контрастную чувствительность к разным пространственным частотам: чувствительность к высоким частотам значительно снижается, а чувствительность к низким остается практически неизменной (Owsley, Sekuler & Siemsen, 1983; Crassini, Brown & Bowman, 1988). Следовательно, в результате старения утрачивается способность различать мелкие детали.

Аналогично возрасту действует на контрастную чувствительность к высоким пространственным частотам и движение — оно ее понижает. Иными словами, при стимулировании движущимся раздражителем, образованным высокими пространственными частотами, восприятие мелких деталей ухудшается (Long & Homolka, 1992; Long & Kearns, 1996). Обсудим практические последствия этого явления для такого вида деятельности, как управление транспортным средством. Хотя способность видеть другие легковые автомобили и грузовики (низкие пространственные частоты) при движении в потоке машин остается неизменной, способность различать надписи на дорожных указателях, а также растущие вдоль дороги деревья и кусты (высокие пространственные частоты) понижается. Как правило, подобные изменения остроты зрения не фиксируются ни с помощью уже знакомой нам таблицы Снеллена, описанной в главе 4, ни с помощью таблицы, которая помогла установить, что у детей способность к распознаванию большинства пространственных частот выражена слабее, чем у взрослых (Dobson & Teller, 1978; Gwiazda, Brill & Held, 1979; Norcia & Tyler, 1985).

Исследования, выполненные Гинсбургом, показывают, что острота зрения людей, чья профессия предъявляет к ней повышенные требования, например острота зрения летчиков, измеренная традиционными методами, вполне может оказаться нормальной или средней, однако если оценить ее, учитывая и контрастную чувствительность, обнаруживаются весьма существенные индивидуальные различия (Ginsburg, 1981, 1986). Автор нашел, что некоторые летчики демонстрируют бо́льшую контрастную чувствительность в случае низких пространственных частот, чем

их коллеги, острота зрения которых по итогам теста Снеллена, в ходе которого предъявляется высокочастотный стимульный материал, была признана более высокой (Ginsberg, 1981). Подобная ярко выраженная избирательная чувствительность может проявляться в улучшении восприятия объектов при плохой видимости, например в тумане, или объектов, находящихся на большом расстоянии. На основании результатов тестирования по Снеллену Гинсберг предположил, что от 10 до 15% населения имеет хорошую остроту зрения, но плохую чувствительность к низким и средним пространственным частотам (Ginsberg, 1986; Ginsberg et al., 1984).

Роль анализа пространственной частоты в зрительном восприятии

Какую роль в изучении зрительного восприятия играет анализ пространственной частоты? Прежде всего он является простым и надежным способом описания и обобщения структурных деталей различных визуальных объектов, а именно: высокие пространственные частоты кодируют информацию о деталях, обладающих наиболее тонкой текстурой, а низкие пространственные частоты — информацию о структурах, образованных паттернами крупных элементов. С его помощью можно также описать и общие принципы работы визуальной системы, связанной с анализом, сопоставлением и интеграцией активности огромного количества рецепторов и соотнесением этой активности со специфическим признаком физического раздражителя. Кроме того, мы убедились , что описание визуального раздражителя в терминах его пространственных частот полезно для оценки остроты зрения и более информативно, чем оценка последней с помощью традиционной таблицы Снеллена. Анализ пространственной частоты не просто выявляет, какие именно количественные и дескриптивные характеристики может использовать зрительная система для кодирования сложной визуальной информации, подлежащей дальнейшей обработке, но играет в зрении более существенную роль.

Перцептивная обработка информации

Сейчас мы приступаем к изучению организации восприятия в целом и восприятия формы в частности. Этот раздел посвящен преимущественно структурно-физиологическим механизмам и некоторым биологическим аспектам тех процессов, в результате которых внешняя стимуляция достигает зрительной системы, и процессов первичной обработки визуальной информации. Однако восприятие — нечто значительно большее, нежели передача нервной системой нейронных импульсов в определенные участки мозга. Восприятие также предполагает осознание субъектом самого факта стимулирования и определенные представления о нем, а чтобы это произошло, сначала необходимо ощутить «ввод» сенсорной информации, т. е. испытать *ощущение*. Иными словами, восприятие есть процесс осмысления стимуляции наших сенсорных рецепторов. Следовательно, пока что есть основания взглянуть на восприятие как на задачу, которая заключается в сосредоточении на сенсорном сигнале, анализе и интерпретации для создания осмысленного представления об окружающем мире. В следующем подразделе мы таким образом рассмотрим восприятие, как если бы оно было конечным продуктом мен-

тальных операций, последовательно выполняемых наблюдателем под воздействием раздражителя, и попутно отметим некоторые отличительные особенности процесса обработки информации.

Восходящие и нисходящие процессы

Два базовых подхода к анализу восприятия и обработке информации основаны на восходящих (*bottom-up*) и нисходящих (*top-down*) процессах. **Восходящие процессы**, называемые также **процессами передачи информационных данных** (*data-driven processes*), начинаются с простых, базовых элементов — дискретных сенсорных признаков, «сообщенных» сенсорными рецепторами. К этим признакам относятся разница в светимости, пространственные частоты или положение элементов в пространстве. Зрительная система функционирует по принципу восходящего процесса, когда конструирование и создание идентифицируемых паттернов и форм становится результатом перцептивного объединения базовых элементов зрительной системы под воздействием автоматических, не контролируемых человеком механизмов мозга и зрительной системы. Входящая сенсорная информация передается с базового, «нижнего» уровня наверх, на более высокие и интегративные уровни.

В отличие от восходящих **нисходящие процессы**, называемые также **процессами концептуализации информационных данных** (*conceptually driven processes*), включают произвольное вовлечение глобальных, абстрактных и более высоких уровней анализа в реализацию процессов на более низком уровне: эти процессы восприятия формы преимущественно базируются на знаниях, ранее полученных наблюдателем, его предшествующем опыте, осмыслении и интерпретации, а также на его ожиданиях. Однако и восходящие, и нисходящие процессы являются формой проявления активности мозга и зрительной системы, и многие перцептивные события требуют их сочетания и взаимного дополнения. Далее в этой главе мы расскажем о некоторых подходах, основанных преимущественно на восходящих процессах (но не обязательно исключительно на них), и рассмотрим основные этапы обработки информации, а также простейшие единицы и элементы, выделяемые из зрительного образа. Однако прежде мы остановимся на той важной роли, которую играет в восприятии *внимание*. (Помните о том, что процессы, лежащие в основе внимания, могут быть составной частью как восходящих, так и нисходящих процессов.)

Внимание

Окружающий мир постоянно снабжает информацией наши органы чувств. Однако очевидно, что мы и не можем обращать внимание на бо́льшую часть доступной нам информации, и не делаем этого. Связь между воздействием на нас окружающей среды и нашим осознанием этого воздействия осуществляется неким посредником — процессом избирательного отбора информации. Говоря о проблеме избирательного отбора сведений из потока визуальной информации, воздействующего на зрительную систему, Кэнвишер и Даунинг (Kanwisher & Downing, 1998) прибегли к следующей метафоре: «Смотреть на окружающий мир — все равно что пить из пожарного шланга. В том информационном потоке, который обрушивается на глаза, зрительная система легко может “захлебнуться”» (р. 57).

Представьте себе, с какими путаницей и хаосом нам пришлось бы столкнуться, не обладай мы быстродействующим и избирательным механизмом «просеивания» того огромного количества раздражителей, которые соревнуются друг с другом в борьбе за наше внимание. Воистину без механизмов, регулирующих внимание, осмысленное взаимодействие с окружающим миром было бы невозможно.

Как наш мозг и сенсорная система справляются с этим грандиозным информационным потоком? Как человек сосредоточивается на релевантных раздражителях и не обращает внимания на отвлекающие, чужеродные или нерелевантные сигналы? Хотя у нас и нет простых ответов на эти вопросы, мы все же знаем, что, как правило, то, на чем сосредоточено внимание индивидуума в каждый данный момент, является результатом в высшей степени избирательного процесса, ограничивающего поток информации. Что же касается животных, то для них отбор информации — преимущественно рефлекторный процесс, инициируемый внешними раздражителями. Например, если кошке или собаке, которые, казалось бы, отдыхают не обращая ни на что внимания, неожиданно предъявить не знакомый им стимул, они немедленно станут проявлять разнообразную сенсомоторную активность: глаза начнут «сканировать» окружающую обстановку в поисках информативных визуальных деталей, голова повернется в ту сторону, откуда раздался звук, нос начнет принюхиваться к витающим в воздухе запахам и т. д.

В результате эволюции и естественного отбора постепенно сформировались такие механизмы внимания, благодаря которым виды с более развитой нервной системой смогли приспособиться к более сложным природным условиям. Что же касается человека, то его внимание — это нечто гораздо большее, нежели ориентировочный рефлекс и реакция сенсорных систем на внешний раздражитель. Известны избирательные процессы, на которые сильнейшее влияние оказывают такие несенсорные факторы, как мотивы, намерения, эмоции, воспоминания и ожидания. В свою очередь, эти факторы могут вызвать практически не поддающиеся описанию, достаточно сложные механизмы внимания, которые позволяют индивидууму без каких-либо *внешних* проявлений сенсомоторной активности эффективно отбирать наиболее релевантные, значимые признаки физических раздражителей и сосредотачиваться на них, игнорируя ненужные раздражители. Способность человека сознательно, избирательно и успешно направлять и переключать свое внимание без каких бы то ни было внешних проявлений сенсомоторной активности, например без движений глаз или головы, иллюстрирует рис. 6.15.

Что происходит в мозге, когда мы сталкиваемся с задачей, требующей сосредоточения, причем завладеть нашим вниманием стремятся многочисленные стимулы, образы которых спроецированы на сетчатке (например, такая задача, как чтение букв на рис. 6.15)? Учитывая ограниченную способность зрительной системы одновременно обрабатывать информацию, поступающую от нескольких раздражителей, вполне резонно предположить, что центральный механизм усиливает релевантные раздражители и тормозит — нерелевантные. Это предположение подтверждается результатами изучения (с помощью ФМРТ) нейронной активности релевантных кортикальных структур во время выполнения заданий, требующих внимания (Kastner et al., 1998). Авторы показали, что если образ на сетчатке явля-

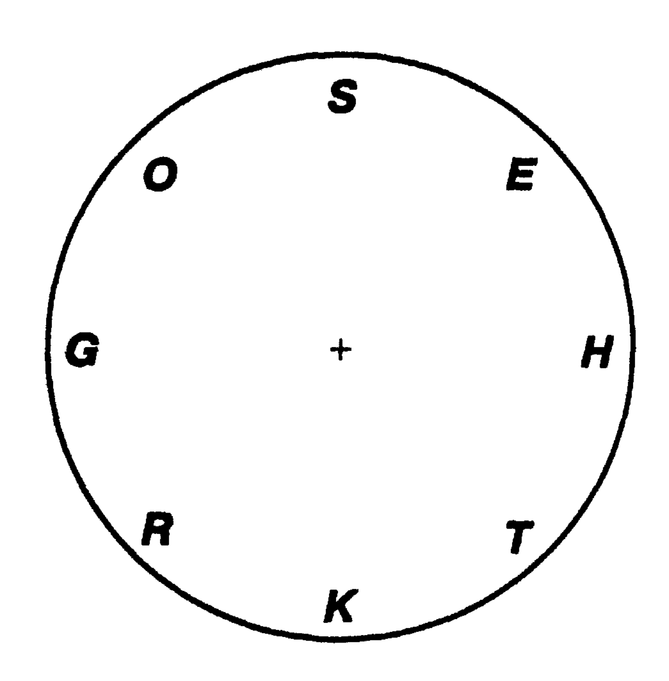


Рис. 6.15. Изменение фокуса внимания без движений глаз

Зафиксируйте внимание на центре круга (+) и, не двигая глазами, постарайтесь прочитать последовательно одну за другой буквы, расположенные вдоль окружности, начиная с буквы *S*. Направление чтения – по часовой стрелке. Сосредоточив внимание на конкретной, выбранной вами букве, вы убедитесь в том, что распознаете ее лучше, чем остальные. Не исключено, что вначале это задание покажется вам трудным, но, потренировавшись немного, увидите, что уже значительно лучше переключаете внимание при зафиксированном взгляде. (Читателям с ярко выраженным астигматизмом одни буквы могут показаться более четкими, нежели другие.) (*Источник*: Helmholtz, 1850)

ется результатом воздействия множества стимулов, активность кортикального представления их зрительных образов зависит от того, в какой мере на них сосредоточено внимание наблюдателя. Более конкретно эта мысль может быть выражена следующим образом: когда внимание сосредоточено на каком-то определенном или релевантном раздражителе из числа представленных на сетчатке, активность его кортикального представления увеличивается, а нейронная реакция на остальные, нерелевантные, раздражители, образы которых тоже спроецированы на сетчатке, тормозится. Это позволяет предположить, что на кортикальном уровне существует некий скрытый механизм внимания, благодаря которому мозг (в случае, если на визуальную систему воздействует совокупность стимулов) отдает предпочтение входящим в него релевантным раздражителям и «отфильтровывает» нерелевантную информацию. Данные, полученные с помощью методов визуализации работы мозга, также являются и нейрофизиологическим подтверждением предположения, согласно которому при воздействии на организм многокомпонентного раздражителя кортикальная активность по отношению к каждому из компонентов отражает внимание, «уделенное» этому компоненту, т. е. является его нейронным эквивалентом. (Данные, подтверждающие, что внимание — скрытое явление, приводятся также в Colby et al., 1995; Hopfinger et al., 2000; Kanwisher & Downing, 1998; Tootell & Hadjikhani, 2000; Yeshurun & Carrasco, 1998.)

Независимо от того, на базе каких процессов происходит фиксация внимания, все организмы, чтобы приспособиться к условиям обитания, вынуждены решать одну и ту же принципиальную проблему, которая заключается в выработке избирательно «настроенного» внимания, обеспечивающего восприятие релевантных, значимых и торможение и отсев ненужных раздражителей. Функция внимания такова, что оно одновременно и отбирает, и подавляет внешние раздражители.

Основой фундаментального процесса отбора раздражителей является внимание, в котором определяющую роль играют восходящие процессы. Однако сказать, что механизмы внимания как таковые основаны исключительно на *bottom-up*-процессах, значит упростить проблему. В нижеследующих разделах мы рассмотрим различные аспекты восприятия, в которых задействованы как восходящие, так и нисходящие процессы (последние будут рассмотрены в главе 7) и в которых механизмы внимания играют ключевую роль. Начнем мы с *теории интеграции отличительных признаков*.

Теория интеграции отличительных признаков: стадия предвнимания и стадия сфокусированного внимания

В соответствии с **теорией интеграции отличительных признаков** восприятие признаков объекта является результатом двух основных стадий обработки информации, отличающихся друг от друга уровнем направленного на признаки внимания и затраченными усилиями (Treisman, 1986). На начальной стадии, называемой **стадией предвнимания,** происходит быстрое извлечение и обработка информации, полученной рецепторами и позволяющей воспринять базовые, очень простые и заметные отличительные признаки объекта — так называемые перцептивные примитивы, — играющие роль фундаментальных единиц, или элементов, восприятия. Обработка этих элементов на стадии предвнимания происходит автоматически и быстро, без сознательных усилий и без сосредоточения. Процессы, характерные для этой стадии, происходят параллельно, т. е. все элементы, попадающие в поле зрения, обрабатываются одновременно.

На рис. 6.16 изображено зрительное задание, не требующее от наблюдателя никаких сознательных усилий. На рисунке изображены расположенные под разными углами плюсы, окруженные россыпью букв *L* вперемешку с некоторым количеством букв *T*. Даже поверхностного, беглого взгляда достаточно, чтобы увидеть: плюсы «выпирают» из рисунка, бросаются в глаза.

В отличие от этой стадии, **стадия сфокусированного внимания** протекает не мгновенно, а требует от наблюдателя усилий и пристального изучения рисунка. Например, чтобы найти участок, на котором изображены буквы *T* (правый верхний угол рис. 6.16), необходим требующий времени *последовательный поиск* — необходимо элемент за элементом рассмотреть бóльшую часть рисунка. В отличие от стадии, предшествующей стадии сфокусированного внимания, на которой обработка информации происходит быстро и сразу по нескольким направлениям, сама стадия сфокусированного внимания требует тщательного изучения объекта и сознательного, направленного внимания. Как станет ясно из дальнейшего изложения (преимущественно из следующей главы), стадия сфокусированного внимания позволяет наблюдателю перцептивно скомбинировать и сгруппировать различимые базовые элементы — перцептивные примитивы, не идентифицированные им на предыдущей стадии, в сложные целостные объекты.

Элементы стадии предвнимания: текстоны. Почему на рис. 6. 16 так легко найти участок, занятый плюсами? По данным Белы Джулеза, подобные задачи легко решаются в тех случаях, когда поверхности отличаются друг от друга некоторыми простейшими элементами текстуры, названными им **текстонами** (Julesz, 1984, 1986). Текстоны представляют собой специфические, различимые характеристики элементов, образующих текстуру. К числу базовых структурных признаков примитивных элементов Джулез отнес их форму, кривизну, их линейные сегменты, включая ширину, высоту, соединения концов, углы наклона и пересечения последних. Он полагает, что чем больше отличаются друг от друга текстоны разных элементов, тем проще отличить друг от друга и элементы.

Итак, на рис. 6.16 элементы текстуры, образованные плюсами, можно быстро, без усилий, а потому и без сфокусированного внимания отличить от элементов текстуры, образованных буквами *L* и *T*. Несмотря на то, что все элементы рисунка

Рис. 6.16. Обработка визуальной информации на стадии, предшествующей устойчивому вниманию, и на стадии устойчивого внимания

Чтобы отличить друг от друга участки, заполненные плюсами и буквами *L*, не требуется ни времени, ни усилий. Это стадия, предшествующая стадии устойчивого внимания. Однако, чтобы найти участок, заполненный буквами *T* и окруженный буквами *L* (правый верхний угол), необходимо внимательно, элемент за элементом, рассмотреть весь рисунок (стадия сфокусированного внимания)

имеют одинаковые текстоны в виде горизонтальных и вертикальных сегментов, плюсы имеют дополнительный текстон — пересечение линий, и именно он делает возможным такое быстрое распознавание. В отличие от элемента, образованного плюсами, элементы текстуры, образованные буквами *L* и *T*, состоят из равного числа одинаково информативных текстонов — вертикальных и горизонтальных линейных сегментов. Именно поэтому, чтобы отличить их друг от друга (т. е. чтобы отличить буквы *L* от букв *T*), нужно внимательно рассмотреть рисунок. В конечном итоге успех наблюдателя зависит от обнаружения им той специфической пространственной связи линейных сегментов, которая отличает одни текстоны от других. А для этого нужно провести тщательный, последовательный анализ всех элементов, что невозможно без концентрации внимания. Сейчас мы переходим к рассмотрению механизма распознавания объектов и роли в нем восходящих процессов.

Идентификация объектов: распознавание по компонентам

Основой понимания восприятия текстуры являются представления Джулеза. Однако зададимся вопросом: есть ли еще какие-либо примитивные признаки, которые делают возможным узнавание и идентификацию объектов? Бидерман,

автор теории, названной **распознавание по компонентам**, исходит из того, что распознавание объекта начинается с обработки информации о наборе примитивных отличительных признаков (Biederman, 1987a, 1990). Основное положение теории Бидермана заключается в том, что любой воспринимаемый объемный предмет (т. е. предмет, имеющий три измерения) может быть разложен на ряд элементарных составляющих — геометрических модулей, или компонентов. Автор полагает, что существует примерно 24 таких базовых трехмерных геометрических компонента, называемых **геонами** («геометрическими ионами»), комбинируя которые в разных вариантах можно получить объект практически любой формы (Biederman, 1990). Более того, Бидерман считает, что независимо от того, под каким углом зрения их рассматривают, геоны легко отличимы друг от друга (Biederman, 1995; Tarr, 1995) и что они не подвержены никаким видам зрительных искажений (Fiser et al., 1996; Biederman & Bar, 1999). На этом основании и высказано предположение о том, что геоны — перцептивные «строительные блоки» всех объемных, или трехмерных, предметов.

Примеры геонов и некоторых «построенных» из них предметов представлены на рис. 6.17. Согласно концепции распознавания по компонентам, мы узнаем предмет и его объемную форму, «раскладывая» его на простейшие геоны и выявляя их взаимное расположение. Например, если мы видим цилиндрический геон с дугой наверху, мы воспринимаем его как ведро, а если дуга находится сбоку — как чашку (рис. 6.17).

Если сказанное выше соответствует действительности и геоны на самом деле представляют собой базовые, простейшие, трехмерные признаки, характеризующие предмет, то, следовательно, чем больше геонов имеет тот или иной предмет, тем легче его узнать. Иными словами, такие сложные объекты, как самолет или слон, образованные множеством геонов, более узнаваемы, нежели простые предметы вроде чашки или лампы, «составленные» всего лишь из нескольких геонов. Исследования подтверждают это предположение. При кратковременном (0,1 с) поочередном предъявлении испытуемым при вспышке света контуров самолета, телефона и ручного электрического фонарика предметы узнавались тем быстрее и правильнее, чем больше было число входивших в их состав геонов (Biederman, 1987a).

Более того, Бидерман также доказал, что предмет может быть правильно идентифицирован и тогда, когда присутствует лишь несколько из его геонов, а это подчеркивает принципиальную роль последних в узнавании предметов (Biederman, 1987b). Например, самолет и пингвин (рис. 6.18) были правильно идентифицированы по контурам даже тогда, когда отсутствовало более половины их геонов.

По данным Бидермана, для узнавания предмета достаточно трех его геонов (Biederman, 1990). Подход Бидермана к восприятию различных объектов — полезный и экономный подход, поскольку предлагает трактовку этого процесса, основанную на относительно ограниченном количестве базовых форм. С другой стороны, будучи полезным при необходимости отличить одну большую группу предметов от другой (ведра от ручных фонариков, слоны от самолетов), подобный подход не позволяет объяснить, на чем основана способность отличать друг от друга объекты, относящиеся к одному классу и состоящие из одних и тех же геонов (например, лошадь от большой собаки или «Форд» от «Шевроле»).

Геоны

Предметы

Рис. 6.17. Слева геоны, справа – «построенные» из них предметы. Цифры на предметах в правой части рисунка показывают, какие именно геоны представлены в нем. Чтобы представить предмет единственно возможным способом, нужны всего лишь два или три геона. Кроме того, для распознавания предмета важное значение имеет и то, как именно геоны связаны между собой. Например, и чашка, и ведро образованы одними и теми же элементами, но отличаются друг от друга расположением дугообразного геона (5)

Элементы, являющиеся объектами анализа пространственной частоты, так же как текстоны Джулеза и геоны Бидермана, представляют собой элементарные единицы визуального паттерна, информация о которых обрабатывается на уровне восходящих процессов. В следующем подразделе мы продолжим рассмотрение восходящих механизмов, но на другом аналитическом уровне, а именно: в первую очередь нас будет интересовать *принципиальный подход* к анализу восприятия, а не

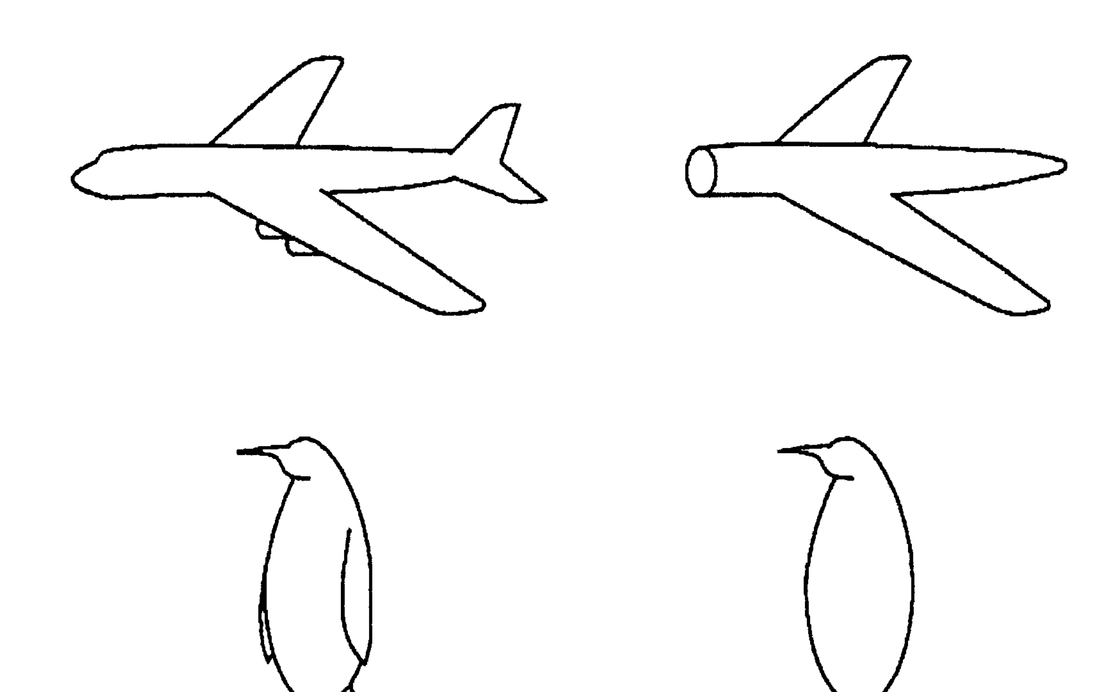


Рис. 6.18. Распознавание объекта при отсутствии более половины его геонов

Слева: полные контуры самолета и пингвина, образованные девятью геонами, справа· даже при наличии всего трех геонов эти объекты узнаваемы

структурные элементы этого анализа. Нам предстоит рассмотреть *информационный подход* к механизму восприятия, который назван так потому, что исходит из представления о восприятии вообще и зрительном восприятии в частности как о процессе, основанном на сборе, представлении, обработке и распознавании информации, отражающей свойства наблюдаемого человеком реального мира и из того, что этот поэтапный процесс можно сравнить с обработкой информации вычислительной машиной.

Информационный подход

Информационный подход — теоретическое наследие Дэвида Марра (1945–1980), скончавшегося в возрасте 35 лет незадолго до завершения своего основного труда, посвященного этой проблеме. Хотя теория Марра является самой влиятельной версией информационного подхода, в нее было внесено немало уточнений; кроме того, созданы и изучены различные ее варианты (см., например, Barrow & Tannenbaum, 1986). Однако поскольку наша цель — познакомить читателя с принципиальными положениями информационного подхода, его сущностью, мы ограничимся рассмотрением идей самого́ Марра.

Информационный подход исходит из того, что такие значимые перцептивные действия, как распознавание объекта, включают в себя решение зрительной системой проблемы, связанной с *обработкой информации*. Во введении к своему наиболее значительному труду, посвященному информационному подходу, Марр задает, казалось бы, простой, но на самом деле очень важный вопрос, и сам отвечает на него: «Что значит — видеть? Обычно, отвечая на такой вопрос человек сказал бы, что видеть — это узнавать при осмотре, что и где находится (Аристотель считал так же). Другими словами, зрение — это *процесс* определения по изображениям, что именно присутствует в окружающем мире и где находится» (Marr. Vision, 1982, p. 3; *Марр Д.* Зрение. Информационный подход к изучению представления и обработки зрительных образов / Пер. с англ. М.: Радио и связь, 1987. С. 19).

По мнению Марра, зрительная система анализирует ретинальное изображение и извлекает из него информацию точно так же, как компьютеры решают сложные задачи. В соответствии с информационным подходом принципиальной моделью, позволяющей понять механизм восприятия, является то, как компьютер (или аналогичное ему устройство, созданное специально для того, чтобы «видеть»), раскладывает образ на элементы и анализирует его. (Эту точку зрения разделяют и сторонники таких тесно связанных с информационным подходом научных направлений, как *искусственный интеллект* и *компьютерное зрение*.) По своей сути теория Марра и гипотетическая, и математическая, поскольку она сформировалась на основе компьютерного моделирования зрительной системы в момент распознавания ею объекта. Информационный подход пытается проследить весь процесс зрительного распознавания — начиная от спроецированного на сетчатке образа и вплоть до активного узнавания предмета наблюдателем. Начальный этап решения такой сложной задачи, какой является для зрительной системы распознавание объекта, представляет собой дробление этой задачи на ряд последовательно выполняемых стадий, или операций. Результаты обработки («обсчета») информации, получае-

мые на каждой предыдущей стадии, являются исходными данными для следующей стадии, и этот процесс продолжается вплоть до окончательного решения перцептивной проблемы, т. е. до того момента, когда предмет распознан.

Марр потому считает сетчаточное изображение достаточным для восприятия, что в нем содержится весь необходимый «ввод» — стимуляция, которая должна быть проанализирована для получения информации. Марр определил три важнейших информационных уровня, или три шага, последовательного анализа информации, содержащейся в образе на сетчатке. Для каждого уровня анализа характерен отдельный, специфический процесс обработки, или компонент, который важен для успешного решения проблемы распознания. Более того, эти уровни организованы по иерархическому принципу: последовательный анализ информации начинается с извлечения абстрактного или очень общего представления о каком-либо аспекте окружающей среды, описываемого математически и приводящего к конкретному представлению, т. е. к распознаванию конкретного объекта. Тремя уровнями извлечения из изображений информации о форме объекта, обсчитываемыми независимо друг от друга, являются следующие типы представления: первоначальный эскиз, 2,5-мерный эскиз и представление трехмерной модели.

Первоначальный эскиз. В зависимости от отражения света предметами и объектами, находящимися в поле зрения наблюдателя, и от того, как его глаз фокусирует свет, образ, возникающий на сетчатке, содержит паттерны разной интенсивности (рис. 6.19).

Результатом начальной стадии обработки зрительной информации является предварительное описание этих физических компонентов, и в первую очередь —

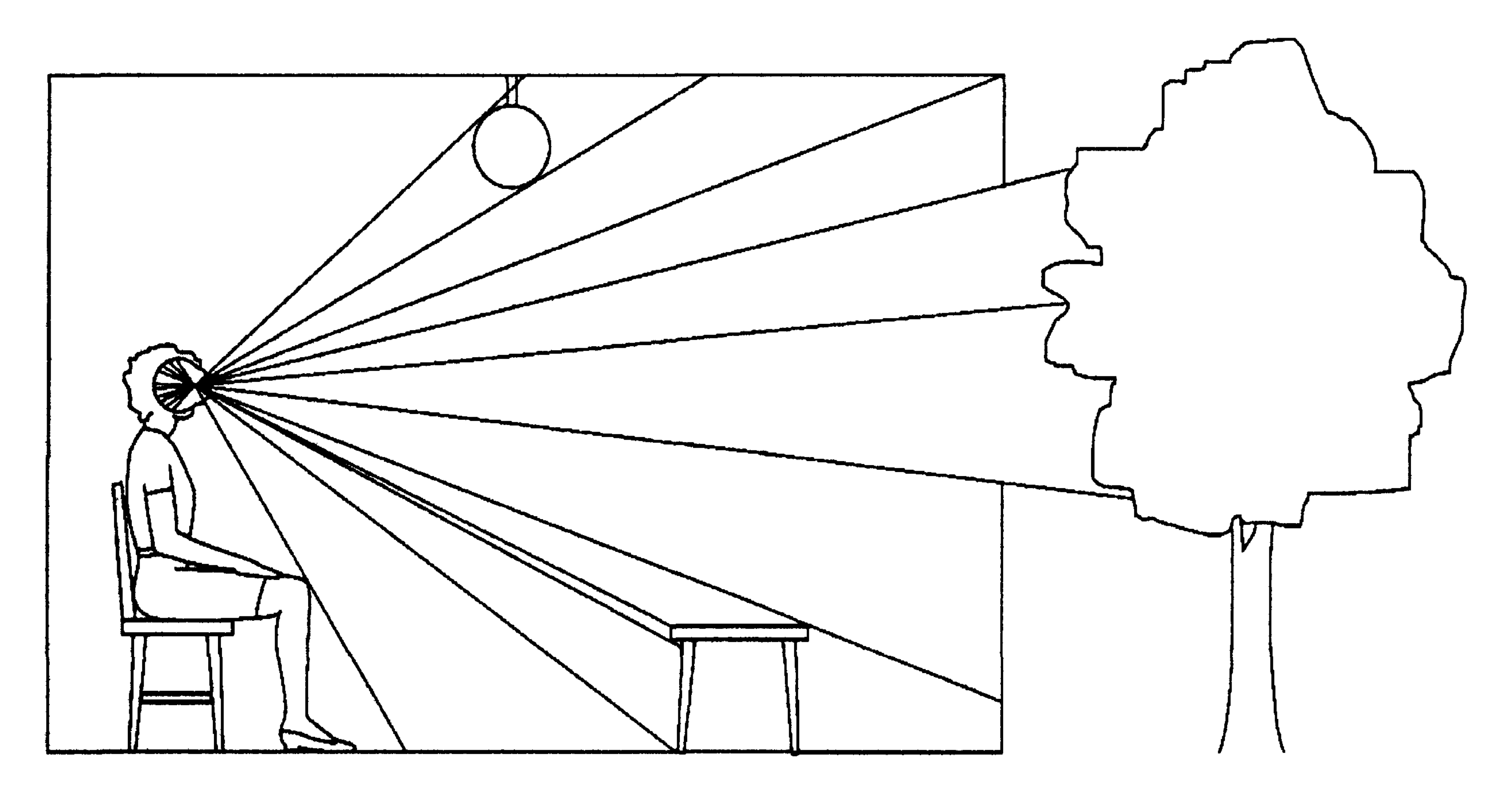


Рис. 6.19. Отражаясь от объектов и поверхностей, находящихся в поле зрения, на глаз воздействует множество световых лучей. Структура света, воздействующего на глаз, предопределена особенностями внешней среды. Это создает паттерны различных интенсивностей, непосредственно проецируемых на сетчатку и содержащих информацию о форме, ориентации и местоположении объектов и поверхностей. (*Источник*: Gibson, 1979)

выявление их текстуры, формы, положения в пространстве и расстояния от наблюдателя.

По терминологии Марра, первая стадия — это создание **первоначального эскиза**, который зрительная система «рассчитывает» на основании различий между объектами и их фоном, возникающих за счет разных интенсивностей отражаемого ими света, таких как различия в светимости, описанные в этой главе выше. Эта стадия, которую можно сравнить с набором рутинных математических операций, служит для обнаружения и акцентирования прерывистости светимости — резких изменений интенсивности — в образе на сетчатке, где значения интенсивностей меняются с разными скоростями, выявляя границы и края объектов, аналогичных тем, которые представлены на рис. 6.19. Это начальная стадия (или математическая обработка), осуществляемая зрительной системой, но она важна, потому что ранний этап обработки информации о форме объекта основан на информации о его краях. Итак, составление первоначального эскиза заключается в извлечении из сетчаточного образа информации о краях, контурах и границах, а также информации об их местоположении и ориентации в пространстве.

2,5-мерный эскиз. На последующем уровне обрабатывается информация, полученная на предыдущем уровне, и цель этой обработки — определение ориентации и глубины контуров и структур физического мира (предметов и объектов) *относительно наблюдателя*. Иными словами, извлекается информация о глубине и расстоянии, связанная непосредственно с удалением этих структур от данного наблюдателя. Марр назвал эту ориентированную на наблюдателя стадию **2,5-мерным эскизом**. Можно сказать, что в сам́ом названии этой стадии в известной мере отражена именно та точка, с которой начинает вырисовываться еще недостаточно четкая, но уже более определенная, чем на первом уровне, информация об окружающей среде, соответствующая восприятию данного наблюдателя, т. е. речь идет об окружающей обстановке, которую видит наблюдатель, находящийся в определенной точке.

Представление трехмерной модели. На последней стадии обработки зрительной информации контуры и структуры, извлеченные на второй стадии, трансформируются в **трехмерные модели**. Когда это происходит, наблюдатель получает объемное изображение физического мира, которое преимущественно не зависит ни от местоположения наблюдателя, ни от его ориентации в пространстве. На этой стадии обработки информации наблюдатель распознаёт конкретные окружающие предметы и их взаимное пространственное расположение.

Информационный подход весьма существенно отличается от типичных подходов к толкованию перцептивной обработки информации, основанной на восходящих процессах. Он трактует перцептивную активность (т. е. распознавание объекта) как результат выполняемых зрительной системой и последовательно протекающих стадий обработки и обсчета информации, каждая из которых обрабатывает определенную часть информации, содержащейся в образе на сетчатке, а затем обобщает ее и передает на следующую, более высокую стадию для дальнейшей обработки. Иными словами, действия зрительной системы представлены в виде последовательности выкладок или элементарных (рутинных) расчетов, выпол-

няемых на основании сетчаточного образа. Следовательно, как уже отмечалось выше, информационный подход скорее представляет собой описание последовательности операций, выполняемых компьютерной программой, предназначенной для обработки и анализа информации о некоторых физических свойствах окружающего мира, нежели традиционное, в биологических терминах, описание того, как именно зрительная система и мозг обрабатывают сенсорный сигнал. Преимущественно именно по этой причине информационный подход чрезвычайно тесно связан с такими отраслями науки, как искусственный интеллект и информатика: сравнительно новый информационный подход многими своими находками и достижениями обязан именно этим смежным отраслям знаний. (В соответствии с информационным подходом анализ сетчаточного образа может быть уподоблен достаточно сложной обработке информации вычислительной машиной, которая описывается формальными математическими терминами, доступными лишь специалистам. Именно поэтому мы ограничились лишь весьма общим изложением ее сути. Более подробно этот неординарный подход к распознаванию объектов описан в Barrow & Tenenbaum, 1986; Bruce & Green, 1990; Harris & Humphreys, 1995; Ultman, 1991.)

Коннекционистская модель

Иформационный подход Марра трактует восприятие как последовательность процессов обработки информации, содержащейся в ретинальном изображении, результатом которых становится постепенное извлечение из последнего описания того, что находится в поле зрения. В этом подразделе мы кратко остановимся на другом подходе к восприятию, тоже ориентированном на обработку информации и называемом **коннекционистской моделью**. (Этот подход известен также и под другими названиями — сети нейронных связей, или параллельно протекающих процессов — ППП). Его основные идеи почерпнуты преимущественно из ранней работы Розенблатта (Rosenblatt, 1962); среди более поздних публикаций на эту тему можно отметить (Rumelhart & McClelland, 1986; Protopapas, 1999), и центральной из них является мысль о том, что зрительная система имеет большое, но конечное количество функционирующих нейронных структур, паттерн распределения активности которых определяется отличительными признаками объектов. Благодаря существованию большого числа нейронных единиц и их возможных связей друг с другом могут происходить миллиарды нейронных событий. В соответствии с коннекционистской моделью активность подгрупп нейронных единиц — *характер (алгоритм) нейронных связей* — отражает признаки сложного раздражителя.

Коннекционистская модель в своем подходе к решению проблемы распознавания исходит из такого реального с биологической точки зрения механизма, как непосредственная «привязка» сетчаточного образа к определенному характеру связей между нейронными структурами (Bienenstock & Doursat, 1991). Так, конкретное перцептивное событие, например распознавание какой-либо буквы алфавита, описывается с точки зрения определенного алгоритма активности конкретной подгруппы нейронов. Иными словами, оно может быть представлено как совершенно определенное чередование импульсов в нервных волокнах.

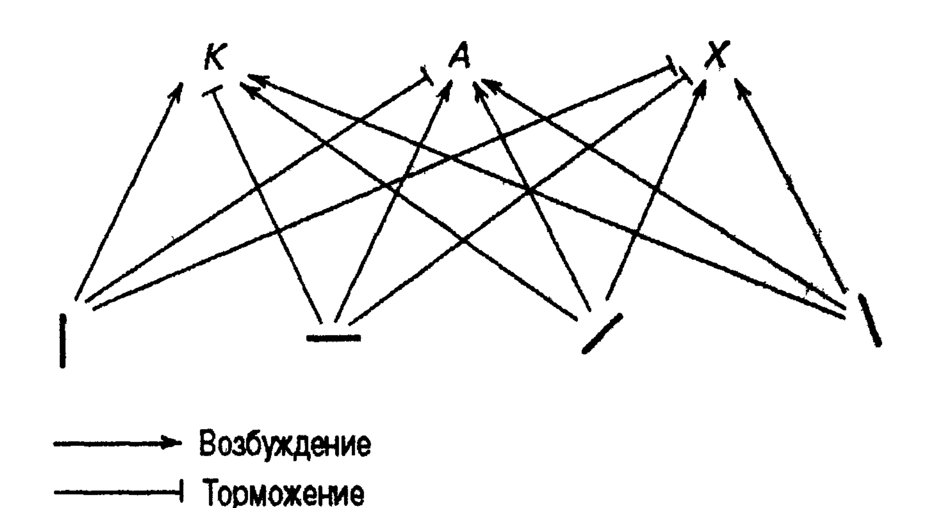


Рис. 6.20. Простая сеть нейронных связей (*Источник:* Johnston & McClelland, 1980)

Рассмотрим очень простую сеть нейронных связей, соответствующую распознаванию букв и представленную на рис. 6.20.

В верхней части рисунка представлены буквы, в нижней — функциональные нейронные структуры, «специализирующиеся» на распознавании характерных для них линейных признаков. Этими линейными признаками являются вертикальные, горизонтальные и диагональные — с наклоном влево или вправо — сегменты. Как показано на рисунке, между буквами и характеристическими признаками может возникнуть как возбуждение, так и торможение. (Для обозначения степени активации или торможения связям также присваиваются и числовые значения.) Возбуждение указывает на то, что признак является частью данной буквы, торможение свидетельствует об обратном. Следовательно, в этом простейшем примере каждая конкретная буква описывается не только теми признаками, которые ей присущи, но и теми, которые у нее отсутствуют. Чтобы понять, как сеть нейронных связей может быть использована для распознавания похожих букв, посмотрим, какие процессы на нейронном уровне соответствуют букве *К*. Она будет активировать нейроны, «настроенные» на восприятие вертикальных сегментов (один нейрон) и диагональных (два нейрона), и тормозить нейроны, «настроенные» на восприятие горизонтальных сегментов. Буквы *А* и *Х* тоже будут активировать по два диагональных «признака», но *К* отличается от них, поскольку *А* активирует горизонтальный признак и тормозит вертикальный, а *Х* тормозит и тот и другой. Короче говоря, каждая конкретная буква представлена специфической сетью нейронной активности. Обобщая изложенное выше, можно сказать, что коннекционистская модель исходит из того, что распознавание сложного стимула возможно лишь при сетевой структуре связей, возникающих между простыми (одиночными) нейронами, «специализирующимися» на идентификации определенных отличительных признаков.

Точно так же, как и в случае с информационным (вычислительным) подходом, мы ограничились самым общим описанием коннекционистской модели, ибо ее концептуальные и технические детали тоже доступны лишь специалистам. Однако поскольку коннекционистская модель имеет немало сторонников, мы должны понимать ее общий характер и ее основную идею, заключающуюся в том, что сенсорные события могут быть представлены сетью нейронных связей простых функциональных нейронных структур. Как сказал Гордон: «Один важный вывод, к которому привели нас создатели модели ППП (т. е. коннекционистской модели), заключается в том, что системы, использующие простые компоненты, могут выпол-

нять очень сложные функции при условии, что у компонентов есть возможность конкурировать и взаимодействовать друг с другом» (Gordon, 1989, p. 220).

Цель, которую мы ставили перед собой, приступая к написанию этой главы, заключалась в том, чтобы дать читателям представление о фундаментальных процессах и механизмах, на которых основано зрительное восприятие. Некоторые из этих механизмов, например латеральное торможение, являются следствием базовых физиологических процессов, другие, проявляющиеся на более высоком нейронном уровне, включая и восходящие процессы, извлекают информацию из сенсорного сигнала, выделяя такие примитивные его элементы, как текстоны и геоны В следующей главе мы продолжим обсуждение организации восприятия и восприятия формы, для чего рассмотрим такие вопросы, как восприятие сочетания фигура — фон и нисходящие процессы.

Выводы

В этой главе мы приступили к обсуждению восприятия формы и организации восприятия. Мы начали с описания некоторых фундаментальных зрительных процессов и механизмов, на которых основано восприятие контуров и контраста; как отмечалось выше, восприятие изменений светимости, контраста и контуров усиливается латеральным торможением — формой нейронного торможения на уровне сетчатки. Были описаны роль латерального торможения в создании эффектов контраста (полосы Маха и решетки Германна) и важность изменений условий стимуляции. Роль изменения условий стимуляции в восприятии формы было показано на примере *Ganzfeld* и стабилизированного изображения.

Затем мы обсудили анализ пространственной частоты — анализ участков визуального изображения, отличающихся по своей светимости, т. е. пространственной частотой (числом изменений светимости в данном объеме) и профилями светимости (степенью светлотного контраста). Рассмотрение этих вопросов заставило нас обратиться к анализу и синтезу Фурье и к функции контрастной чувствительности и применить анализ и синтез Фурье к пространственным частотам. Сложное пространственное изображение может быть представлено в единицах его пространственных частот и контраста. Не исключено также, что зрительная система сама выполняет анализ Фурье пространственных частот получаемой ею визуальной информации. Мы обсудили также и связанные с пространственной частотой вопросы — селективную адаптацию к пространственным частотам, блок-портреты и влияние пространственной частоты на остроту зрения.

Перцептивная обработка информации была представлена с позиций восходящих и нисходящих процессов. Мы описали внимание как избирательный процесс, позволяющий зрительной системе отделять релевантные внешние раздражители от нерелевантных. Последние разделы этой главы посвящены некоторым понятиям, связанным с восходящими процессами, включая как базовые, автоматические стадии предвнимания, так и стадии сфокусированного внимания, требующие от человека сознательного, преднамеренного приложения определенных усилий и являющиеся основными начальными стадиями процесса обработки зрительной

информации. Мы также рассказали о текстонах — элементах поверхности, информация о которых обрабатывается на стадии предвнимания.

Второй формой восходящей обработки информации, имеющей решающее, критическое значение для распознавания и идентификации объектов, является распознавание по компонентам. Компоненты — ряд простейших объемных характеристических признаков — геонов, которые комбинируются и систематизируются зрительной системой таким образом, что становится возможным восприятие практически любого объекта.

Завершая главу, мы обсудили два подхода к восприятию — информационный подход и коннекционистскую модель, основанную на сети нейронных связей. В основе обоих подходов лежит ориентированный на математическую обработку анализ информации, содержащейся в сетчаточном образе. В основе информационного подхода лежит представление о восприятии как о конструктивной обработке информации. В соответствии с этим представлением ретинальное изображение обрабатывает информацию постадийно, причем каждая стадия включает выполнение ряда элементарных математических операций. Конечный результат предыдущей стадии является исходной информацией для последующей, в результате чего объем информации о визуальном дисплее от стадии к стадии увеличивается. Эти в значительной мере связанные между собой стадии обозначаются как первоначальный эскиз, 2,5-мерный эскиз и представление трехмерной модели.

Коннекционистская модель исходит из того, что восприятие является результатом возникновения определенных связей между нейронными структурами, «настроенными» на восприятие тех или иных отличительных признаков объектов, и представляет собой попытку связать ретинальное изображение со специфической сетью нейронных связей между простыми нейронными структурами, специализирующимися на идентификации простых отличительных признаков визуальных объектов. И об информационном подходе, и о модели, основанной на сети нейронных связей, было рассказано весьма коротко.

В следующей главе мы продолжим обсуждение восприятия формы и организации восприятия и рассмотрим условия, при которых в нее вовлекаются нисходящие процессы.

Ключевые слова

Анализ Фурье
Блок-портрет
Внимание
Восходящие процессы
Ganzfeld
Геоны
2,5-мерный эскиз
Детекторы пространственных частот
Информационный подход Марра
Латеральное торможение
Мечехвост (*Limulus*)
Модель, основанная на сети нейронных связей между нейронными структурами
Нисходящие процессы
Первоначальный эскиз
Полосы Маха
Представление трехмерной модели
Пространственные частоты
Распознавание по компонентам
Решетка Германна
Светлотный контраст

Селективная адаптация
Стабилизированное изображение
Стадия предвнимания
Стадия сфокусированного внимания
Текстоны
Теория интегрирования отличительных признаков
Функция контрастной чувствительности

Вопросы для проверки усвоения материала

1. Что такое латеральное торможение? Исходя из строения глаза мечехвоста *Limulus*, расскажите о том, почему латеральное торможение облегчает нам восприятие контраста и контуров. Как распределение света на сетчатке влияет на торможение рецепторных клеток?
2. Что такое полосы Маха? Как они связаны с латеральным торможением ганглиозных клеток сетчатки?
3. Объясните происхождение серых пятен на решетке Германна. Какова роль антагонистических рецептивных полей «центр—периферия» в возникновении участков торможения?
4. Что такое светлотный контраст? Почему фон влияет на восприятие светлоты объекта?
5. Почему для восприятия формы важны изменения условий стимуляции? Какие механизмы и явления, связанные с происходящими на уровне сетчатки процессами, это подтверждают?
6. Что такое пространственные частоты и профили светимости визуальных раздражителей? Что такое анализ и синтез пространственной частоты? Докажите, что зрительная система выполняет анализ пространственной частоты сетчаточного образа.
7. Какую информацию о влиянии светимости и контраста на чувствительность зрительной системы дает анализ пространственной частоты? Каким образом анализ Фурье помогает нам использовать компоненты простых пространственных паттернов для анализа сложных пространственных паттернов?
8. Как рассчитывается функция контрастной чувствительности? Как контрастная чувствительность человека зависит от пространственной частоты?
9. Каким образом селективная адаптация подтверждает предположение о существовании в визуальной системе независимых каналов для обнаружения разных пространственных частот?
10. Что восприятие блок-портретов говорит нам об анализе пространственных частот сложных визуальных образов?
11. Как анализ пространственной частоты дополняет информацию об остроте зрения, полученную традиционными способами?
12. Чем отличаются друг от друга восходящие и нисходящие процессы?
13. Каким образом внимание помогает наблюдателю отделить релевантные раздражители от нерелевантных и сосредоточиться на первых?

14. Какую роль в восприятии сложного визуального стимула играют стадия, предвнимания и стадия сфокусированного внимания? Что такое текстоны? На каких стадиях обработки визуальной информации их распознавание играет решающую роль?
15. Какую роль в идентификации объектов играет распознавание по компонентам? Что такое геоны и какова их роль в идентификации трехмерных объектов?
16. В чем суть информационного подхода к восприятию? Какова его связь с компьютерной обработкой информации? Опишите три уровня обработки информации, которую несет в себе ретинальное изображение, так, как их трактует информационный подход.
17. Опишите модель, основанную на сети нейронных связей между простыми нейронными структурами, и расскажите, каким образом эти связи могут участвовать в распознавании объектов

ГЛАВА 7

Организация восприятия: высшие процессы

В этой главе мы продолжим обсуждение организации восприятия и восприятия формы, обратив основное внимание на нисходящие процессы. Мы опишем те перцептивные явления, в которых стимул вначале интерпретируется в терминах глобальных, абстрактных отличительных признаков, определяемых как предшествующим опытом наблюдателя и его ожиданиями, так и контекстом, в котором данный стимул находится. Мы обсудим восприятие сочетания фигура–фон, гештальт-холистику и связанный с нею подход к организации восприятия, включая гештальт-подход к группированию и его применимость к субъективным контурам. В конце главы мы обсудим и проиллюстрируем перцептивную установку и некоторые формы ее проявления. Начнем же мы с рассмотрения важного и фундаментального аспекта организации восприятия — с восприятия сочетания фигура–фон.

Восприятие сочетания «фигура—фон»

Восприятие находящейся перед вами книги как совершенно определенного, завершенного предмета, отдельного от стола или парты, на которой он лежит, является в известной мере выдающимся достижением. Как отмечали Рок и Палмер, световые лучи, «отражающиеся от разных частей одного и того же предмета, похожи друг на друга не более, чем лучи, отражающиеся от двух разных предметов» (Rock & Palmer, 1990, p. 85). Несмотря на это, когда мы смотрим на мир, наше восприятие немедленно отделяет предметы от их фона.

Как соотносятся видимые предметы и фон, на котором они выступают, и почему мы быстро и без усилий отличаем их друг от друга? Отчасти ответ на этот вопрос основан на том, что зачастую фигуры и фон физически отличаются друг от друга, а, как отмечалось в главе 6, нам свойственна перцептивная тенденция подчеркивать физические различия объектов, находящихся в поле нашего зрения. Помимо этой нам также свойственна и тенденция перцептивно делить поле зрения и воспринимать его по частям, т. е. в виде отдельных, отличных друг от друга участков. Фундаментальной основой нашего вйдения мира как совокупности физически не связанных друг с другом объектов и поверхностей является то, что некоторые детали визуальной картины выделяются на фоне других ее деталей Как писал в 1915 г. датский психолог Эдгар Рубин, «часть, которая воспринимается как чет-

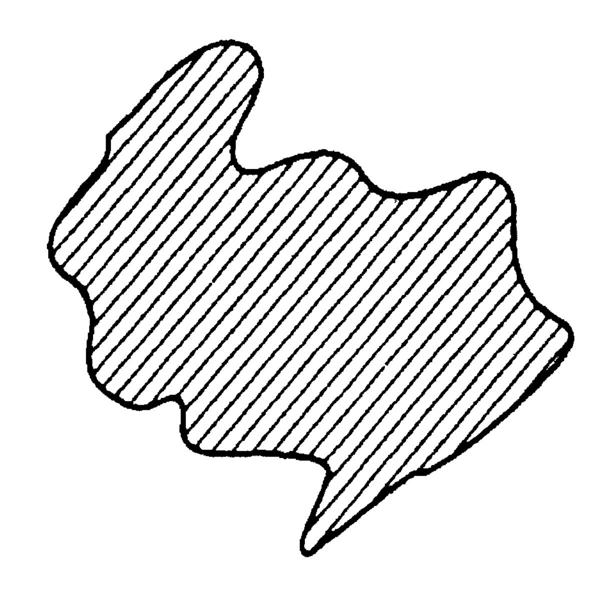


Рис. 7.1. Простой случай сочетания «фигура–фон». Ограниченный заштрихованный участок воспринимается как фигура на белом фоне

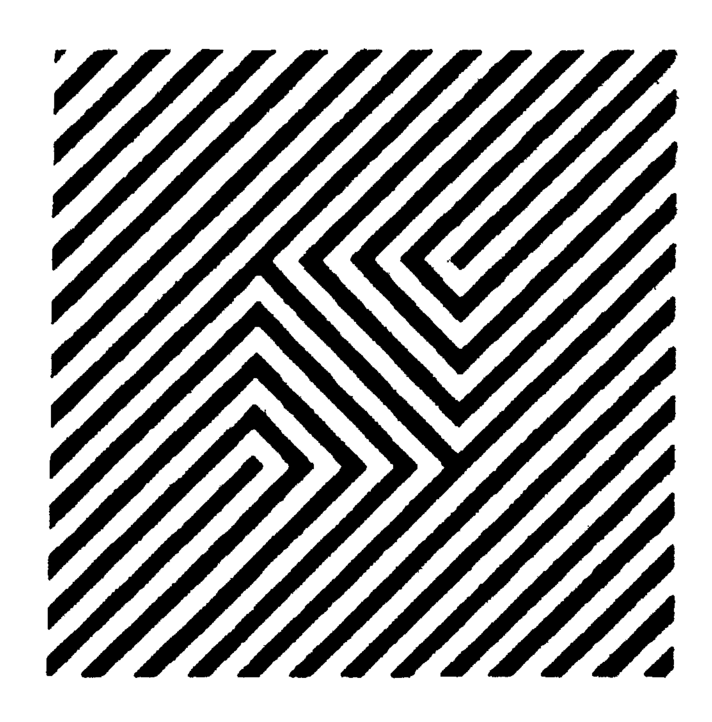


Рис. 7.2. Как правило, центральный квадрат воспринимается как фигура, хотя рисунок, образованный параллельными друг другу диагоналями, может восприниматься как альтернативное сочетание фигуры и фона. (*Источник*: Lawson et al., 1977)

ко очерченная форма, называется фигурой, а остальное — фоном» (Rubin, 1915/1958). В самом простом случае, когда в поле зрения находятся только два разных участка, как правило, у одного из них больше шансов оказаться фигурой (обычно он ближе к наблюдателю), а второй воспринимается наблюдателем как фон (рис. 7.1).

Функционально в восприятии сочетания фигура—фон проявляется тенденция воспринимать части визуального образа как цельные, хорошо очерченные предметы, выделяющиеся на своем фоне. С эволюционной точки зрения появление способности различать фигуру и фон вполне оправданно. Наша зрительная система приспособлена для восприятия объемных предметов реального мира, для восприятия различных объектов, выделяющихся и на фоне друг друга, и на общем для них фоне, а не для восприятия и объектов, и фона в виде двухмерных плоских поверхностей, какими они предстают на фотографиях или на чертежах (или на рисунках в этой книге). Восприятие трехмерных форм на основании фотографий и чертежей есть на самом деле иллюзия, в которой естественный механизм, приспособленный к восприятию реального мира, активируется под воздействием очевидных признаков глубины и удаленности, представленных на плоскости (подробнее этот вопрос будет обсуждаться в главах 9 и 10).

От чего зависит, какая часть поля зрения будет восприниматься как фигура, а какая — как фон? По Рубину, фундаментальный принцип, определяющий связь между фигурой и фоном, заключается в следующем: «Если одно из двух однородных, окрашенных в разные цвета полей больше по величине и включает в себя другое, вероятность того, что меньшее поле, включенное в большее, будет восприниматься как фигура, очень велика» (Rubin, 1915/1958, p. 202). Однако как фигура может восприниматься *любая* четко обозначенная часть поля зрения, в этом случае остальное будет восприниматься как фон. Необычная иллюстрация этого базового принципа восприятия сочетания фигура—фон представлена на рис. 7.2: как фигура воспринимается центральный квадрат, хотя на самом деле фигуру образуют компоненты фона.

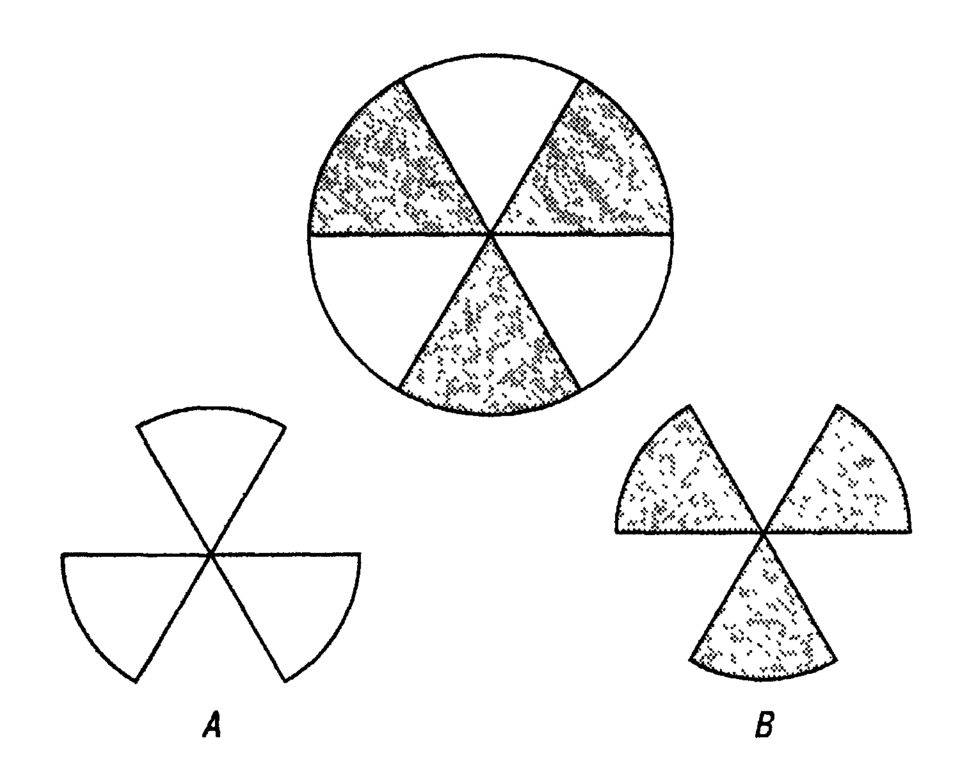


Рис. 7.3. Стимул, использованный для определения роли секторального угла в восприятии сочетания «фигура–фон». Чем меньше секторальный угол креста, тем выше вероятность его восприятия как фигуры. (*Источник*: Oyama, 1960)

Количественная интерпретация фундаментального принципа Рубина, основанная на том, что восприятие изображения или предмета как фигуры зависит от отношения его величины к величине всей конфигурации фигура—фон, описана в (Oyama, 1960). Автор предъявлял испытуемым стимул — круг, поделенный на белые и серые сектора, и спрашивал, что, по их мнению, является фигурой — белый крест *A* или серый крест *B* (рис. 7.3).

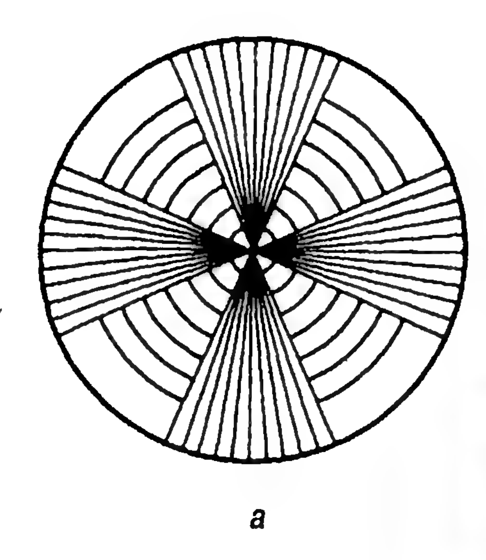
При изменении секторальных углов одного или другого креста фигурой чаще признавался крест с меньшим секторальным углом независимо от его цвета. Эти данные подтвердили предположение Рубина о существовании тенденции, согласно которой меньшие по величине и более четко отграниченные участки чаще воспринимаются как фигуры (см. также Bonato & Cataliotti, 2000).

Двойственное восприятие связи «фигура—фон»

В тех случаях, когда конфигурация образована двумя отличными друг от друга и однородными элементами, из которых ни один не включен в другой и которые к тому же имеют общие границы, оба элемента с одинаковой вероятностью могут восприниматься как фигуры и возможны разные толкования их взаимосвязи (рис. 7.4, *а–г*).

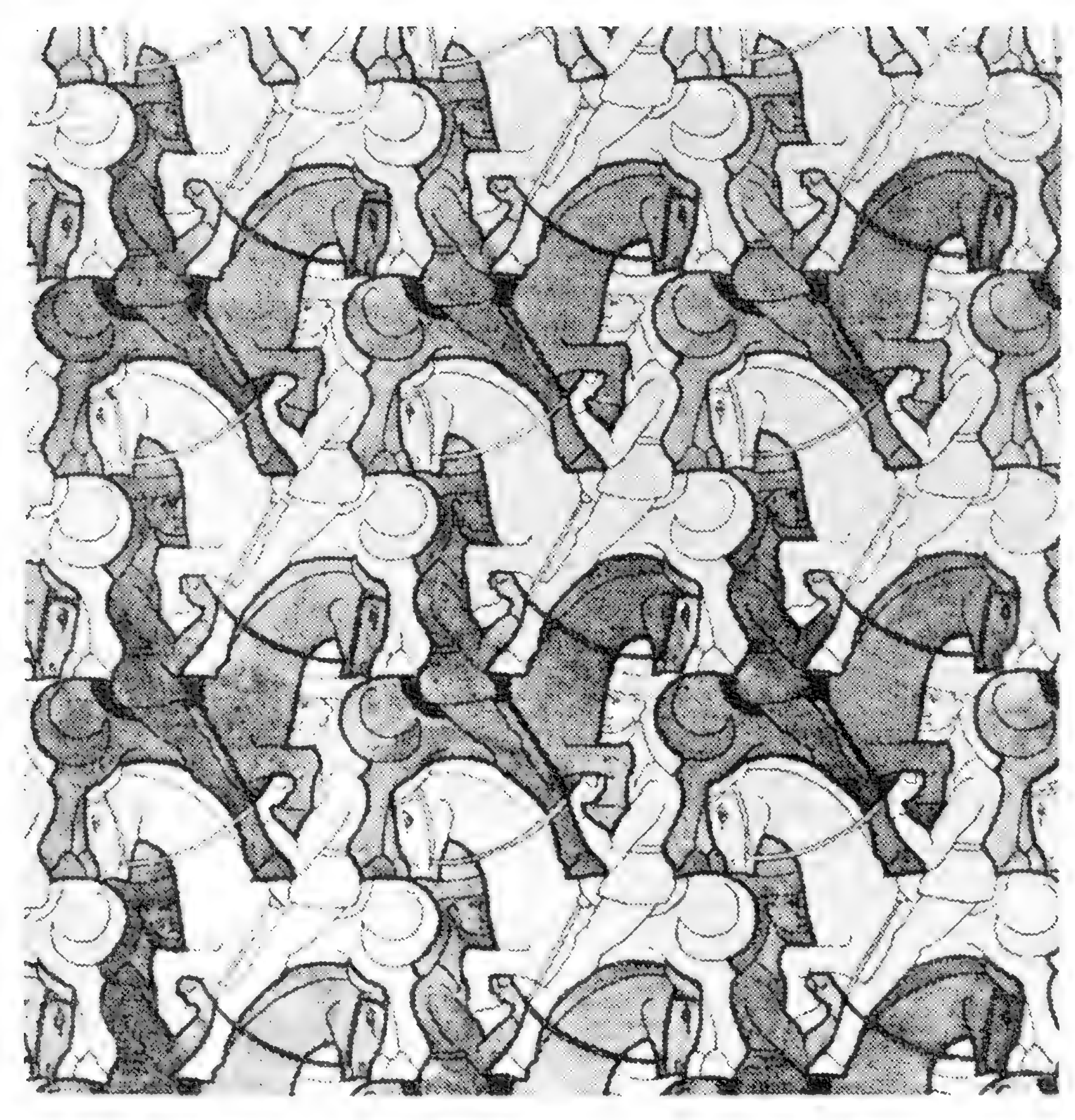
Когда рассматриваешь подобные неоднозначные рисунки, обычно в самом начале один из их элементов воспринимается как фигура, но вскоре она начинает казаться фоном. На рис. 7.4, *а* представлены два креста, на поверхности одного из них — радиально расходящиеся лучи, на поверхности второго — концентрические дуги. Когда как фигура воспринимается «концентрический» крест, радиальные линии образуют фон. Однако если как фигура воспринимается «радиальный» крест, концентрические линии, становясь частью фона, начинают казаться непрерывными и создается впечатление, будто концентрические линии продолжаются и за фигурой.

Фигура и фон таких неоднозначных конфигураций могут поменяться местами в результате переключения внимания. Сто́ит только сменить «фокус внимания», как фон начинает восприниматься как фигура, и наоборот. Более того, как следует из рис. 7. 4, *б*, выявление фигуры облегчается также и когнитивными факторами,

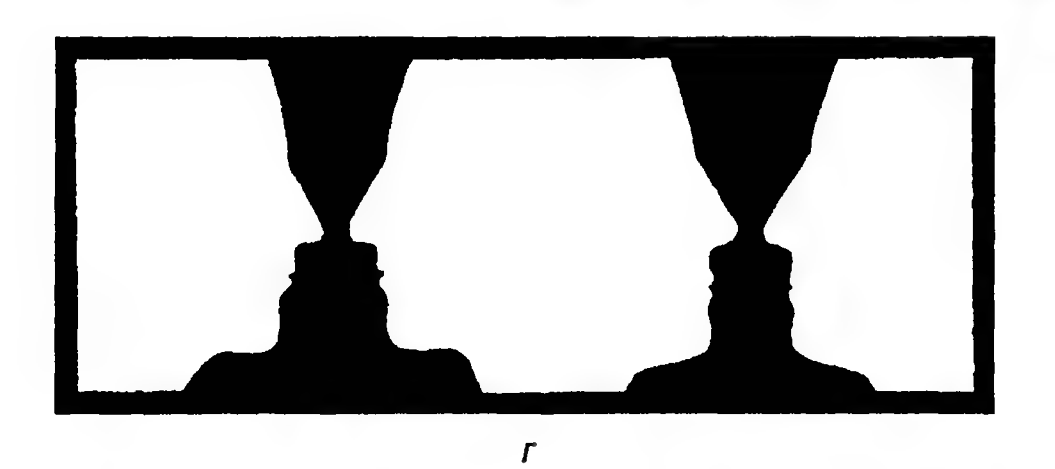


а

б



в



г

Рис. 7.4. *а* – конфигурация, каждый из элементов которой может быть признан фигурой (*Источник:* Rubin, 1915/1958). *б* – узоры с неоднозначными связями «фигура–фон». Возможно двоякое восприятие: видны либо черные символы неправильной формы на белом фоне, либо белые слова – на черном фоне. Восприятие белых слов сперва может показаться трудным, поскольку черные символы имеют явно выраженную тенденцию к тому, чтобы восприниматься как фигура (*Источник:* Davis, Schiffman & Greist-Bousquet, 1990). *в* – узор, образованный черными и белыми вереницами всадников и воспринимаемый двояко (*Источник:* «1989 M. C. Escher Heirs/Cordon Art-Baarn-Holland»). *г* – воспринимаемый двояко узор. Наблюдатель видит либо два кубка, либо силуэтные изображения человеческих профилей

например, если понять, что белое пространство, окружающее черные знаки, — слово, имеющее определенный смысл. (*Подсказка*: слово означает конечную цель бейсбольного бэттера; Davis, Schiffman & Greist-Bousquet, 1990.) Следует, однако, признать, что, как правило, мы без труда понимаем, что — фигура, а что — фон. В реальном мире такие двойственные сочетания фигуры и фона, как те, что представлены на рис. 7.4, встречаются редко и только в виде объектов неприродного происхождения.

Перцептивные различия между фигурой и фоном

Рубин идентифицировал следующие основные перцептивные различия между фигурой и фоном (Rubin, 1915/1958):

1. Фигура представляет собой «вещь», а контур воспринимается как ее очертания. В отличие от фигуры фон воспринимается как некая «субстанция» и кажется относительно бесформенным.
2. Наблюдателю кажется, что фигура находится ближе к нему, перед фоном, а фон кажется менее четко локализованным, беспредельно простирающимся за фигурой. Известно, что стимул лучше виден, если появляется на участке, воспринимаемом как фигура, а не фон (Wong & Weisstein, 1982). Например, когда наблюдателю предъявляли стимул — вспышку света — на участке, воспринимаемом как фигура в конфигурации, которую можно трактовать двояко (варианты рис. 7.4, *г*), он примерно в три раза точнее определял ориентацию стимула, чем когда тот же самый участок воспринимался как фон (см. также Brown & Weisstein, 1988).
3. Благодаря фону фигура кажется более впечатляющей, значительной и лучше запоминается, кроме того, фигура вызывает больше ассоциаций с узнаваемыми, привычными объектами, чем фон. Как следует из рис. 7.4, *г*, независимо от того, что воспринимается как фигура, кубки или профили, наблюдатель без труда понимает, что фигура имеет определенную форму, а фон в любом случае кажется бесформенным.

Светлота и восприятие фигуры и фона. Между фигурой и фоном существуют не только перцептивные различия, отмеченные Рубином; сочетание фигуры и фона оказывает поразительное влияние на восприятие светлоты. Как следует из рис. 7.5, участок, воспринимаемый как фигура, кажется светлее, чем фон. Иными словами, участок поля зрения с постоянной светлотой более подвержен эффекту светлотного контраста, если он воспринимается как фигура, нежели участок, воспринимаемый как фон. (Дополнительная информация об увеличении светлоты участка, воспринимаемого как фигура, по сравнению со светлотой фона содержится в Bonato & Cataliotti, 2000.)

Сочетание «фигура—фон» и организация восприятия

Свидетельство в пользу того, что возможность отделить фигуру от фона является следствием фундаментальной организующей тенденции, получено фон Зенденом на основании изучения пациентов, успешно прооперированных по поводу врожденной катаракты (помутнения хрусталиков вследствие родовой травмы, в резуль-

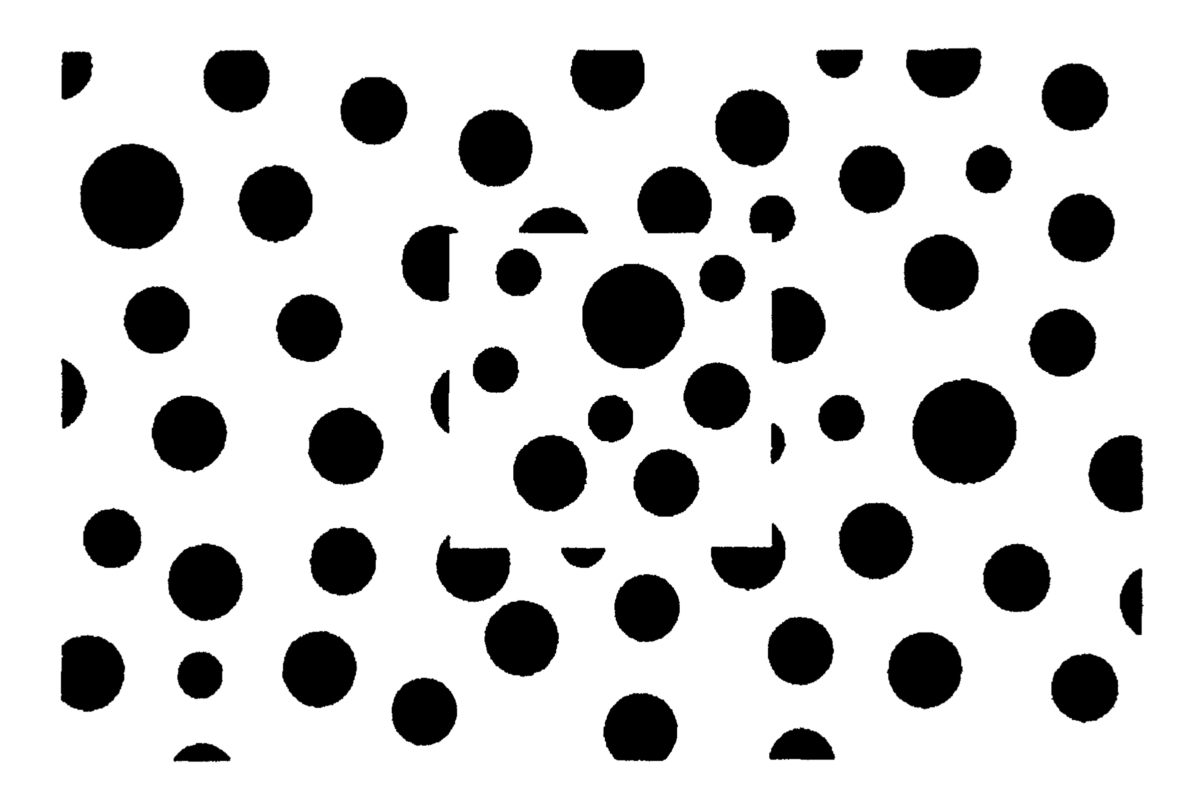


Рис. 7.5. Сравнительная светлота фигуры и фона

Центральный квадрат, воспринимаемый как фигура, кажется светлее фона. На самом же деле вся поверхность, покрытая черными кругами, одинакового белого цвета. Контуры, благодаря которым центральный квадрат воспринимается как фигура, называются *субъективными контурами*, и о них мы расскажем ниже, в этой же главе. (*Источник*: Kanizsa, 1979, p. 177)

тате которого больные были лишены нормального зрения и могли лишь отличать освещенные участки от неосвещенных) (von Senden, 1960). Впервые получив возможность видеть уже в зрелом возрасте, пациенты смогли различать фигуры и фон раньше, чем научились различать и идентифицировать различные фигуры. Восприятие фигуры и фона людьми, впервые в жизни обретшими нормальное зрение, — бесспорное доказательство того, что это восприятие не требует никакого научения и не зависит от предшествующего опыта человека.

То, что дифференциация фигуры и фона является базовой, фундаментальной стадией организации восприятия, будет доказано ниже на примере многих низших животных, в том числе и некоторых видов насекомых (см. Srinivasan, 1992), которые отличают фигуру от фона даже в тех случаях, когда их индивидуальный зрительный опыт был минимален. Более того, выводы о нейрофизиологических основах восприятия фигуры и фона были сделаны на основании исследований, проведенных на приматах. Установлено, что нейроны первичной зрительной коры, специализирующиеся на распознавании определенных отличительных признаков объектов, при стимулировании элементами фигуры демонстрируют бóльшую активность, чем при стимулировании элементами, принадлежащими фону (Lamme, 1995; Zipser et al., 1996). Однако, по мнению Ламма и его коллег, дифференциация фигуры и фона не является такой автоматической, примитивной реакцией на визуальный раздражитель, какими являются реакции, упомянутые нами в главе 3 при описании организации рецептивного поля. Напротив, она требует как минимум некоторой перцептивной обработки визуальной информации как единого целого (т. е. она связана с протеканием *top-down*-процессов; Lamme et al., 1998). Иными словами, восприятие фигуры отдельно от фона не является простой физиологической реакцией на комплексный визуальный раздражитель. Чтобы отличить фигу-

ру от фона, наблюдатель должен поставить перед собой такую цель, он должен ориентироваться в обстановке и отдавать себе отчет в сути визуального контекста.

Тактильное восприятие сочетания «фигура–фон»

Пространственная дифференциация фигуры и фона происходит не только визуально, но и тактильно. Когда слепые дети ощупывали рис. 7.6 (его версию с рельефной линией), они получали те же впечатления о фигуре и фоне, что и зрячие при взгляде на него (Kennedy, 1983, Kennedy & Domander, 1984).Так, основываясь на ощущениях от проходящей по центру выпуклой линии, слепые дети сначала воспринимали как фигуру профиль, смотрящий вправо, а сразу же после этого воспринимали как фигуру обратный профиль, т. е. профиль, смотрящий влево. Однако воспринимая второй профиль (т. е. смотрящий влево), они не узнавали, что используют для этого тот же самый контур, который ощупывали за минуту до этого (профиль, смотрящий вправо). А это значит, что, не подозревая об этом, они при восприятии двух разных профилей использовали один и тот же контур. Это свидетельствует не только о том, что превращение фигуры в фон и обратное превращение могут происходить и на основании тактильных ощущений, но и о том, что «слепые, как и зрячие, получают изобразительные впечатления, которые влияют на их восприятие неизменных форм. Остается предположить, что им свойственно нечто такое, что аналогично тому восприятию нарисованной фигуры и фона, которое доступно зрячим» (Kennedy, 1984, p. 23: см. также: D'Angiulli et al., 1998; Kennedy, 2000).

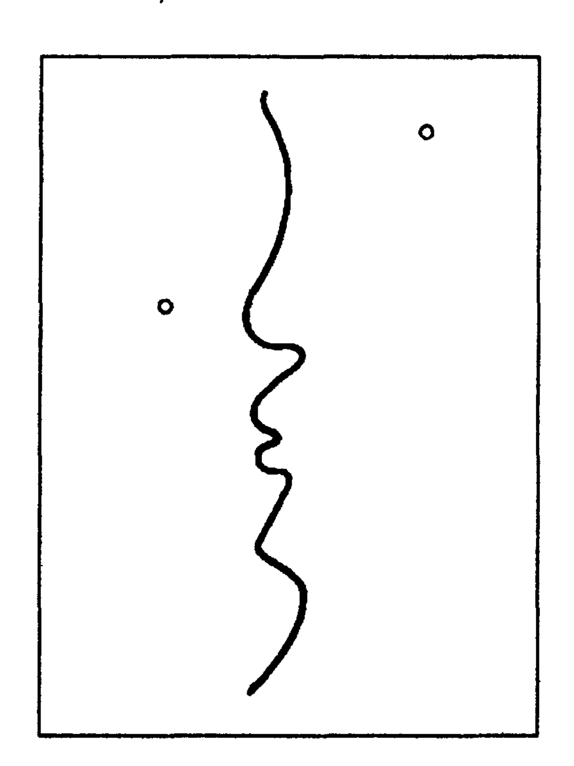


Рис. 7.6. Реверсивное изображение профилей «фигура–фон», образованное одним контуром

Гештальт-подход

Каким образом некоторые элементы поля зрения перцептивно объединяются с образованием когерентной, целостной фигуры, а другие становятся фоном? Как было сказано выше, это результат перцептивной организующей тенденции, усиленной некоторыми отличительными признаками раздражителя. В числе первых ученых, изучавших в начале XX в. факторы, определяющие образование фигуроподобных форм, была и группа немецких психологов, среди которых наибольшую известность в дальнейшем приобрели Макс Вертгеймер, Курт Коффка и Вольфганг Келер. Направление в психологической науке, созданное ими и названное гештальт-психологией (от немецкого слова *Gestalt*, что значит «форма» или «целостная конфигурация»), до сих пор оказывает влияние на многие исследования, и в первую очередь на те, цель которых — изучение глобальных свойств и роли нисходящих процессов (Westheimer, 1999). Прежде чем приступить к изложению основных принципов и деталей гештальт-подхода, мы кратко расскажем о том, на каком историческом фоне он возник.

Гештальт-психология против структурализма

В главе 1 мы отметили, что гештальт-психологи, изучая паттерны стимулов, пришли к выводу, что некоторые из них спонтанно группируются вместе, приобретая свойства фигур. Подобный подход был подвергнут критике сторонниками **структурализма** — направления, преобладавшего в то время в психологической науке, — которые находились под сильным влиянием одной из форм *элементаризма* (или редукционизма), доминировавшего в конце XIX в. в естественных науках. Например, значительный прогресс в химической науке был связан с анализом веществ на уровне атомов и молекул. Под влиянием этих выдающихся достижений и подхода, с помощью которого они оказались возможными, психология, которая в это время лишь зарождалась как наука, в первую очередь обратила внимание на структурный характер психики и на способность человека к восприятию. В результате структурализм стал подобием «ментальной химии», и, используя анализ психики, названный *аналитической интроспекцией* и требующий исключительно высокоорганизованных самонаблюдений, структуралисты попытались определить мельчайшие (не поддающиеся дальнейшему дроблению) фундаментальные единицы — элементарные ощущения, или «ментальные молекулы», — восприятия. Иными словами, структуралисты полагали, что восприятие — это сумма базовых, элементарных единиц — «сырых» ощущений.

Принципиальное отличие гештальт-психологов от структуралистов заключалось в том, что, по их мнению, разложение восприятия на элементарные компоненты без утраты его смысла невозможно. Они скорее склонны были исходить из того, что каждая базовая единица восприятия сама является восприятием — «гештальты» и есть фундаментальные единицы. Гештальт-психологи утверждали, что попытка разрушить восприятие и разложить его на предполагаемые элементарные сенсорные единицы приведет к тому, что исследователи упустят из виду само восприятие.

С этих позиций рассмотрим как гештальт (в главе 1 мы уже обсуждали этот пример) любую мелодию. Если мелодия, известная вам по исполнению в одной тональности, прозвучит в другой тональности, но при этом в ней не будет изменено ни одной ноты, она все равно останется узнаваемой. Узнавание мелодии — это нечто большее, чем простое восприятие нот, звучащих в определенной последовательности, и мы не сомневаемся в том, что мелодия исчезнет, если разложить ее на ноты. Не исключено, что по отдельным нотам мы даже не сможем составить правильного представления о мелодии. Следовательно, в этом примере важны не сами по себе ноты, а *связь* между ними. Иными словами, именно воспринимаемая нами связь нот и придает мелодии ее неповторимость, т. е. создает гештальт-восприятие. Иными словами, восприятие целого доминирует над восприятием его частей. Эта мысль звучит и в часто цитируемой фразе, выражающей кредо гештальт-психологии: *целое не есть простая сумма его частей.*

Гештальт-психология подчеркивает ту уникальную роль, которую играют в восприятии целостная структура и связи между ее компонентами. Убедительное и наглядное подтверждение роли связи между дискретными элементами в организации восприятия может быть получено с помощью рис. 7.7.

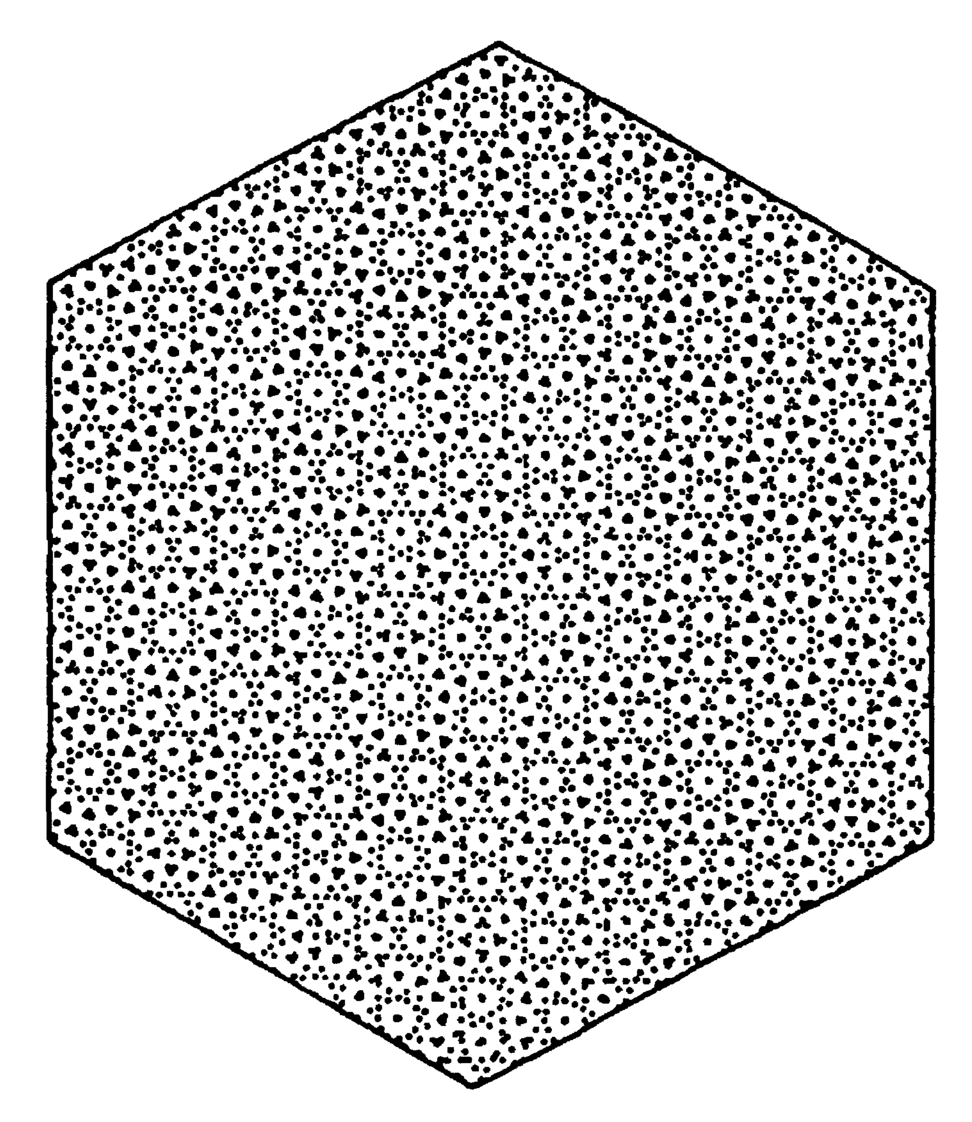


Рис. 7.7. Пример гештальтистской организации восприятия

Наблюдается тенденция объединять элементы этого узора в воспринимаемые по-разному, но преимущественно округлые фигуры. Объединение элементов в различные фигуры возникает самопроизвольно, спонтанно, и разные возможные варианты конкурируют между собой. *(Источник:* J. L. Marroquin. Human visual perception of structure. Master's thesis, 1976, MIT)

Экспериментальное подтверждение

Организация восприятия и гештальт-восприятие

В течение примерно одной минуты всматривайтесь в рис. 7.7, и пусть ваш взгляд просто скользит по нему. Вы на собственном опыте ощутите тенденцию к группированию его элементов в конкретные фигуры. Возможно, вы начнете видеть круги и линии, которые быстро возникают и так же быстро трансформируются в другие комбинации. Марр сказал об этом изображении: «Эта конфигурация преисполнена бурной активности – создается впечатление, что конкурирующие пространственные организации яростно борются друг с другом» (Marr, 1982; *Марр Д.* Зрение. Информационный подход к изучению представления и обработки зрительных образов / Пер. с англ. – М.: Радио и связь, 1987. С. 63).

Сейчас мы переходим к рассмотрению гештальтистских факторов, лежащих в основе этой тенденции к группированию.

Гештальтистские факторы группирования

Одним из наиболее значительных достижений гештальт-психологии, не утратившим своего значения и в наши дни, является определение свойств фигуры, позволяющих нам воспринимать форму. В соответствии с представлениями гештальт-психологов существует фундаментальная, практически неизученная организую-

щая тенденция воспринимать глобальные, когерентные характеристики физического мира на основе взаимного расположения, местоположения и взаимодействия образующих его объектов. Ряд **гештальтистских факторов**, определяющих тенденцию к группированию и подтвержденных многочисленными элегантными и убедительными иллюстрациями, описан Максом Вертгеймером (Wertheimer, 1923/1958). Ниже мы перечислим эти факторы и кратко изложим их суть, а также расскажем о недавно сформулированном принципе группирования — об *однотипной связи* (*uniform connectedness*), — который согласуется с основными идеями гештальт-психологии.

Фактор близости. В соответствии с принципом **близости** предметы могут группироваться на основании того, что отделяющее их расстояние кажется небольшим. Вероятность того, что объекты, расположенные близко друг к другу, окажутся сгруппированными, настолько велика, что можно говорить об определенной тенденции (рис. 7.8). Воспринимаемая близость, которая вызывает группирование, может быть как пространственной, так и временно́й.

Рис. 7.8. В соответствии с фактором близости кажется, что представленные на рисунке черные кружки объединены попарно

Фактор сходства. Тенденция группировать элементы, кажущиеся похожими, аналогична тенденции группировать элементы, расположенные на небольшом расстоянии друг от друга. Группирование на основании **фактора сходства** иллюстрируется рис. 7.9.

Группирование на основании близости и сходства распространяется также и на восприятие звука. Как будет показано в главе 14, ноты, кажущиеся одинаковыми по высоте и следующие во времени непосредственно одна за другой, могут перцептивно восприниматься как мелодия.

Фактор однотипной связи. Под группированием на основании **однотипной связи** понимают восприятие отдельно взятой структуры, образованной физически связанными между собой элементами. Примером такого восприятия является восприятие точек и кружков на рис. 7.10.

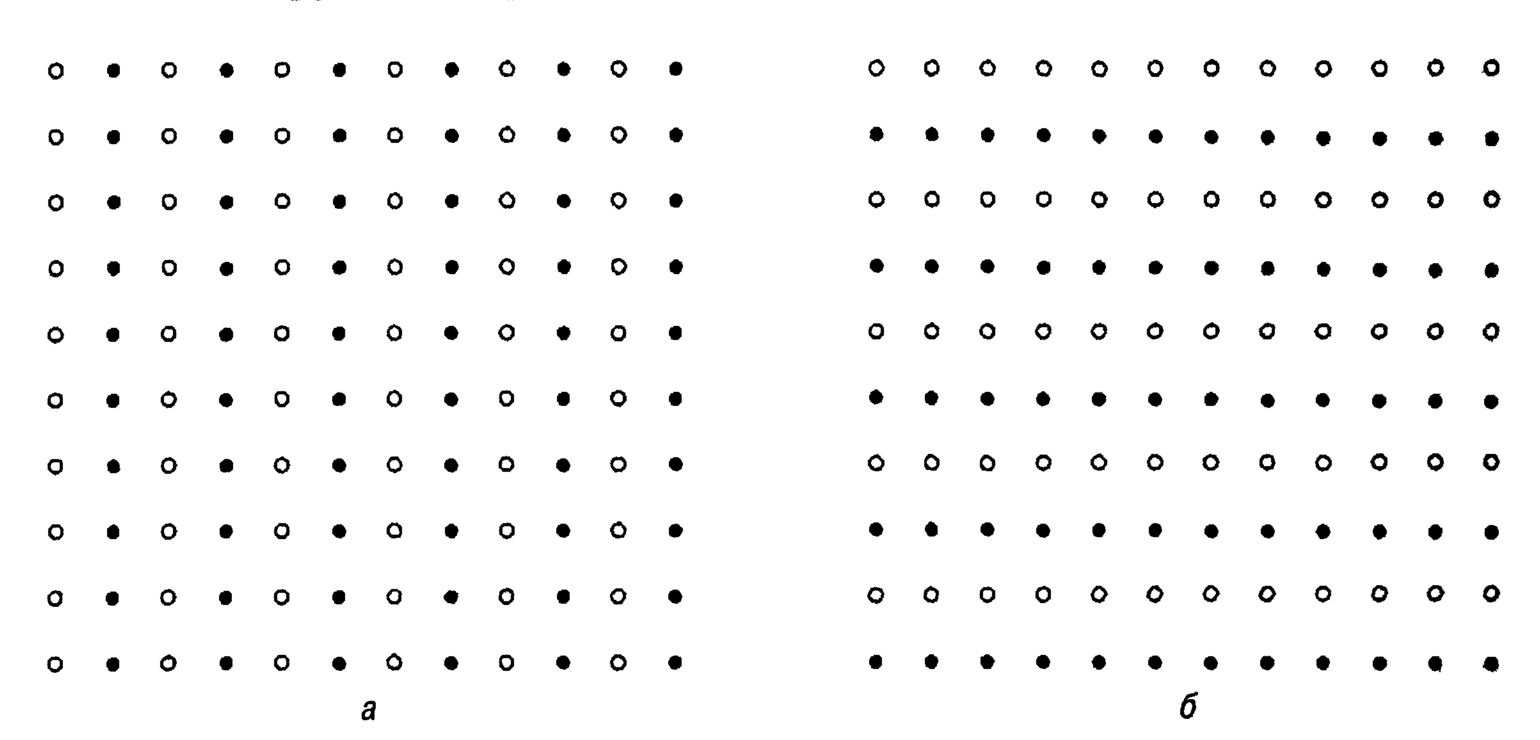


Рис. 7.9. В соответствии с фактором сходства кажется, что точки и кружки образуют вертикальные (а) и горизонтальные ряды (б)

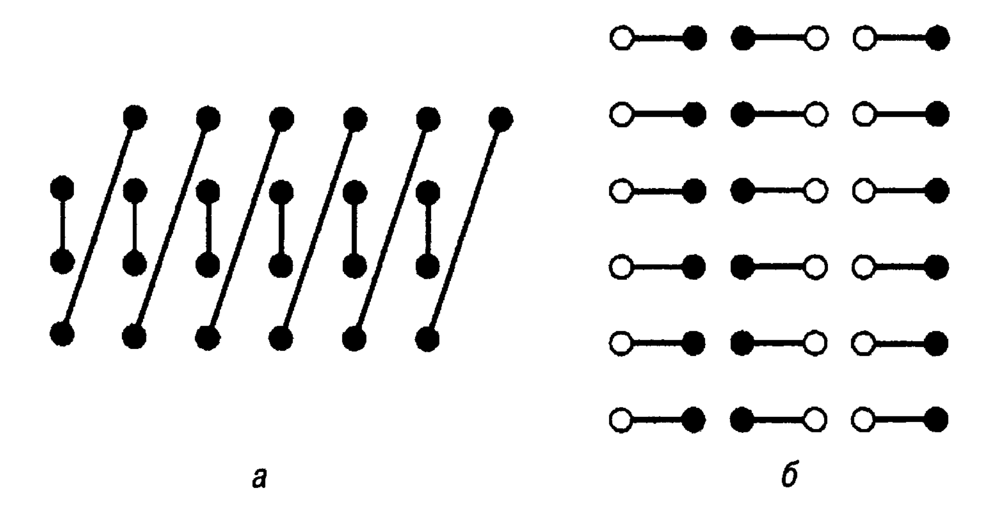


Рис. 7.10. Группирование в соответствии с принципом однотипной связи

На *а* черные точки, соединенные попарно вертикальными или диагональными линиями, вопреки принципу близости воспринимаются как группы (вместе). На *б* пары, образованные кружками, черными точками и связывающими их линиями, воспринимаются как перцептивные группы вопреки как принципу близости, так и принципу сходства (идентичности)

Этот рисунок подтверждает нашу склонность к перцептивному объединению неидентичных и достаточно удаленных друг от друга, но бесспорно связанных между собой предметов (в данном случае — черных точек и кружков) в единое целое с попарно связывающими их прямыми линиями, а не воспринимать их так, как следовало бы воспринимать исходя из принципов близости и идентичности элементов. Следовательно, влияние однотипной связи на восприятие оказывается более сильным, нежели влияние сходства и близости элементов. Мы по собственному опыту знаем, что физически связанные между собой знакомые предметы воспринимаются нами как перцептивные единицы и в основе этого явления лежит именно однотипная связь.

Однотипная связь не принадлежит к числу принципов, изначально сформулированных основателями гештальт-психологии. Он сравнительно недавно сформулирован Роком и Палмером (Rock & Palmer, 1990; Rock, 1995) как один из фундаментальных принципов организации восприятия, играющий столь же принципиальную роль, как и восприятие сочетания «фигура—фон».

Фактор «хорошего продолжения». Элементы, лежащие на одной прямой линии или кривой линии простой формы, легко воспринимаются как единое целое. Пример «хорошего продолжения» представлен на рис. 7.11.

Все идентичные элементы «следуют» в одном и том же направлении, что и придает их сочетанию свойства определенным образом направленной фигуры (в данном случае фигурой становится кривая линия). (Необычный пример сочетания

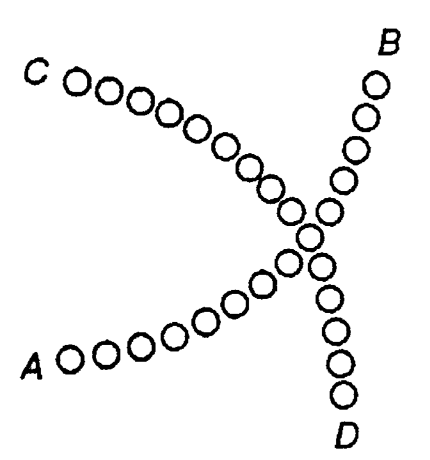
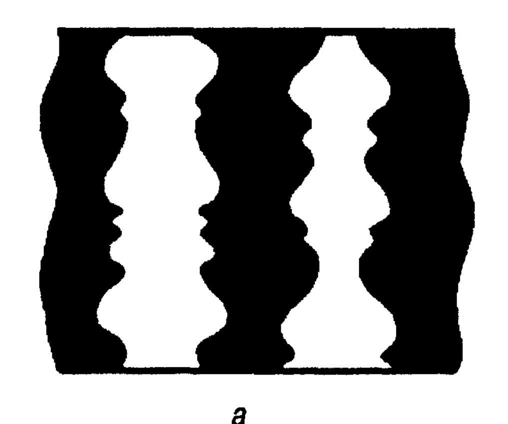


Рис. 7.11. Группирование в соответствии с фактором «хорошего продолжения»

Две пересекающиеся в одной точке кривые воспринимаются как идущая вверх кривая (отрезок *AB*) и как кривая, идущая вниз (отрезок *CD*). Хотя этот рисунок можно воспринять и как изображение кривых *AD* и *CB*, принцип *good continuation* делает такое восприятие менее вероятным


а

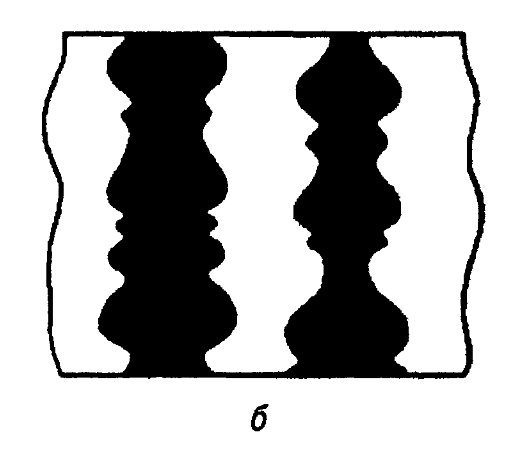

б

Рис. 7.12. Контуры вертикальных фигур идентичны, но на *а* видны белые колонны, а на *б* – черные. В обоих случаях организация восприятия следует принципу симметрии. (*Источник:* Zusne, 1970)

фактора хорошего продолжения с другими факторами организации восприятия представлен ниже, на рис. 7.16.)

Фактор «общей судьбы». В соответствии с фактором «общей судьбы» двигающиеся в одном направлении элементы перцептуально объединяются в одну группу. Подобное группирование происходит на основе идентичности, но этот принцип применим к элементам, *находящимся в движении*. Так, если человек наблюдает за движущимися предметами, он склонен объединить в группу те из них, которые двигаются в параллельных направлениях, чтобы образовался когерентный паттерн. Например, несколько людей, бегущих трусцой друг за другом, или стая летящих птиц воспринимаются как группы. Примером, иллюстрирующим фактор «общей судьбы», являются также и знакомые всем «волны», создаваемые движениями рук болельщиков во время спортивных мероприятий.

Фактор симметрии. В соответствии с этим фактором приоритет в перцептивном группировании отдается более естественным, сбалансированным и симметричным фигурам (рис. 7.12).

Фактор замкнутости. В соответствии с **фактором замкнутости** при группировании элементов предпочтение отдается тому варианту, который благоприятствует восприятию более замкнутой или завершенной фигуры (рис. 7.13).

Незавершенным фигурам в определенной мере свойствена тенденция восприниматься как завершенные. Она особенно отчетливо проявляется в тех случаях, когда стимулы предъявляются на очень короткое время.

Разумеется, во многих житейских ситуациях гештальтистские принципы не проявляются поодиночке, независимо друг от друга, они взаимодействуют друг с другом, создавая условия для четкого и осмысленного восприятия (Quinlin & Wilton, 1998). Рассмотрим следующие типичные и в некотором роде необычные примеры взаимодействия гештальтистских принципов «хорошего продолжения»[1] и замкнутости. То, что изображено на рис. 7.14, может быть воспринято как три разные формы, однако наиболее вероятно восприятие нарисованной конфигурации как двух призм, одна из которых, вертикальная, находится впереди той, что лежит на плоскости, и частично закрывает ее, причем лежащая призма кажется сплошной.

[1] Гештальт-психологи вместо термина «плавный переход» использовали отражающий субъективность восприятия термин «хорошее продолжение»; термин «плохое продолжение» означает резкое изменение кривизны. «Хорошее продолжение» как принцип организации означает, что есть предпочтение воспринимать отрезки линий, которые в некотором смысле являются плавным продолжением друг друга, как одну линию или форму. — *Примеч. науч. ред.*

Рис. 7.13. *а* – в соответствии с фактором замкнутости человек скорее увидит две разные пересекающиеся фигуры – эллипс и прямоугольник, чем три отграниченные дискретные формы. *б* – как правило, наблюдатели видят прямоугольники. Превалирует фактор замкнутости *в* – несмотря на то что на рисунке представлены лишь фрагменты структуры, наблюдатель склонен воспринимать всю фигуру целиком

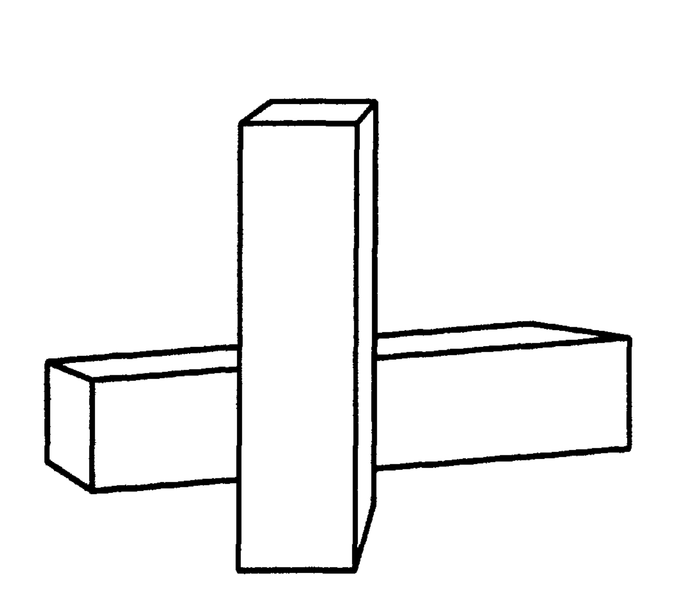


Рис. 7.14. Конфигурация может быть воспринята как состоящая из трех предметов. Факторы «хорошего продолжения» и замкнутости благоприятствуют тому, что наблюдатель видит две призмы, одна из которых стоит, а другая лежит позади нее

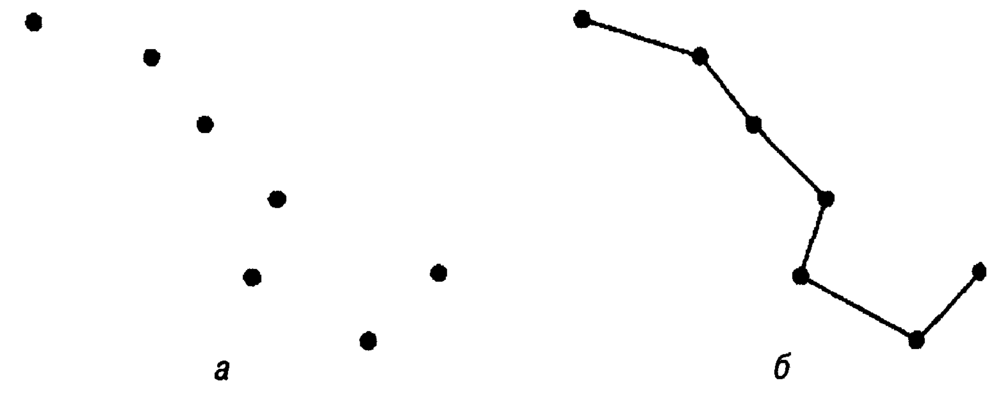


Рис. 7.15. Большая Медведица

Те астрономы, которые первыми объединили семь звезд этого созвездия именно таким образом, скорее всего, находились под влиянием той гештальтистской тенденции к группированию, которая основана на факторах хорошего продолжения и замкнутости. Примерное реальное расположение звезд представлено на *а*. *б* – объединение звезд, соответствующее всем известной Большой Медведице. На самом деле звезды, входящие в Большую Медведицу, не связаны между собой. То, что они образуют хорошо узнаваемую фигуру, – всего лишь случайный результат особенности их восприятия с Земли. *(Источник:* Jastrow & Thompson, 1974)

На рис. 7.15 представлено гештальтистское группирование элементов — Большая Медведица на фоне ночного неба, — основанное преимущественно на факторах «хорошего продолжения» и замкнутости.

Еще один пример влияния взаимодействия таких факторов, как «хорошее продолжение» и замкнутость на группирование приведен на рис. 7.16.

Экспериментальное подтверждение

Хорошее продолжение и замкнутость

Посмотрите на рис. 7.16, *а*. Вы видите случайный набор фрагментов неправильной формы, которые не удается сложить в какую-либо осмысленную фигуру. Однако когда на те же самые фрагменты накладывается «косяк рыб» *б*, вы видите не бесформенные фрагменты, а пять «сердец», т. е. вы видите косяк рыб на фоне нескольких сердец. Обратите внимание на следующее: как и в случае с рис. 7.14, чтобы извлечь определенный смысл из представленных на рис. 7.16, *б* предметов, вам понадобились и другие знания о пространственных связях между фигурами, в том числе и те, которые приобретены вами в результате предшествующего опыта восприятия аналогичных форм. (Дополнительная информация об анализе возможных вариантов восприятия подобных фрагментарных конфигураций представлена в Brow & Koch, 1993.)

Оценка влияния группирования на восприятие

Чувствительность наблюдателей к структуре гештальтистских конфигураций очевидна. Экспериментальное изучение факторов, влияющих на организацию восприятия, показало, что перцептивное разделение или группирование фигур, образованных двумя прямыми, зависит от положения этих прямых в пространстве (Beck, 1966, 1982). Когда испытуемых просили разделить на две части узор, представленный на рис. 7.17, они преимущественно руководствовались *ориентацией* фигур, т. е. группировали вместе фигуры, образованные одинаково ориентированными линиями. В данном примере при группировании фигур их физическое сходство во внимание не принималось.

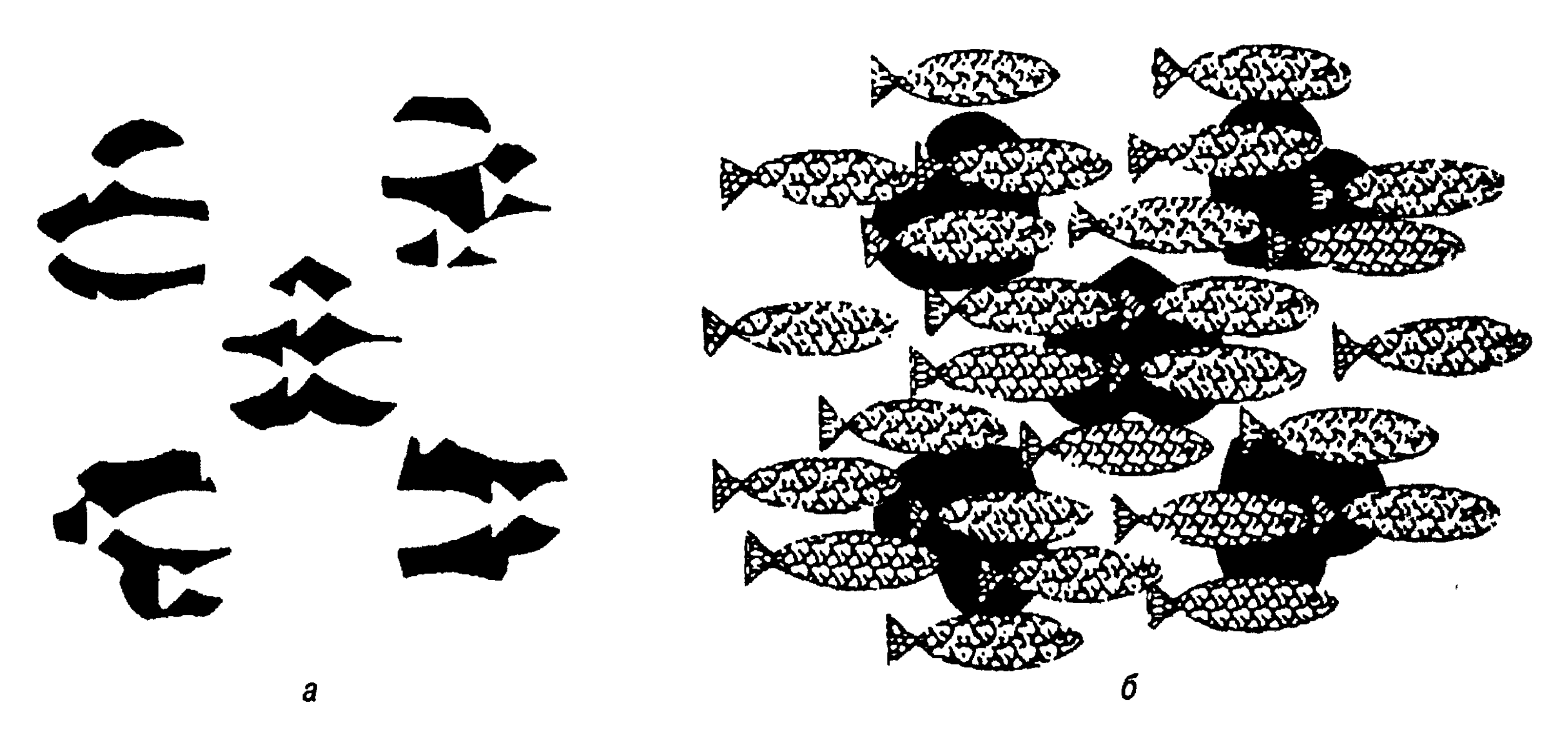


Рис. 7.16. Организация восприятия в соответствии с факторами хорошего продолжения и замкнутости. (*Источник*: Bregman, 1981)

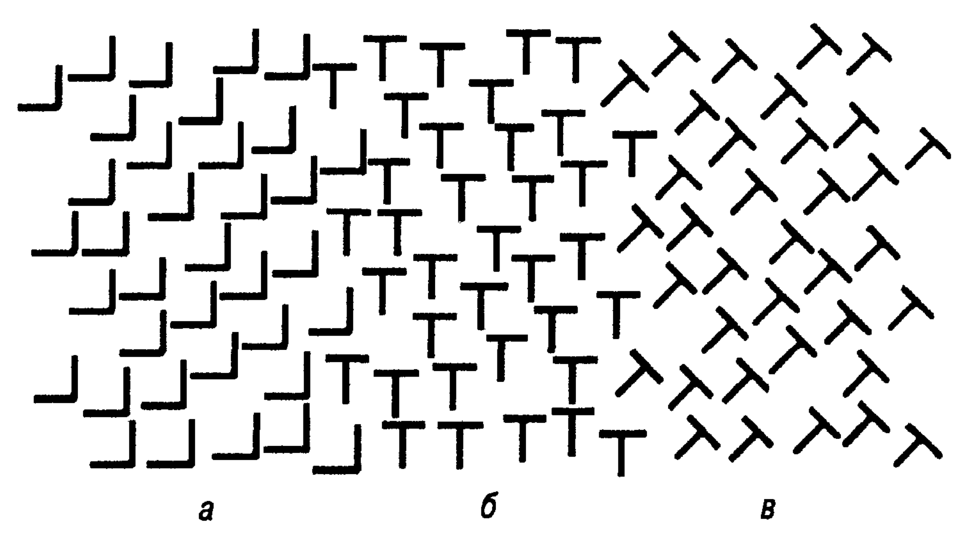


Рис. 7.17. Стимульный материал, использованный Беком

Элементы *а* и *б* образуют группу, отличную от *в*, хотя элементы *б* больше похожи на элементы *в*, чем на элементы *а*. (*Источник*: J. Beck. Effect of orientation and of shape similiarity on perceptual grouping. *Perception & Psychophysics*. 1, 1966, p. 300)

В другом эксперименте по группированию было показано, что можно измерить непосредственное влияние гештальтистских факторов, благоприятствующих перцептивному группированию и усиливающих организующую тенденцию восприятия (Coren & Girgus, 1980: Enns & Girgus, 1985). Исследователи просили испытуемых определить кажущееся расстояние между элементами конфигураций, иллюстрирующее такие гештальт-факторы группирования, как близость, сходство, замкнутость и хорошее продолжение (рис. 7.18).

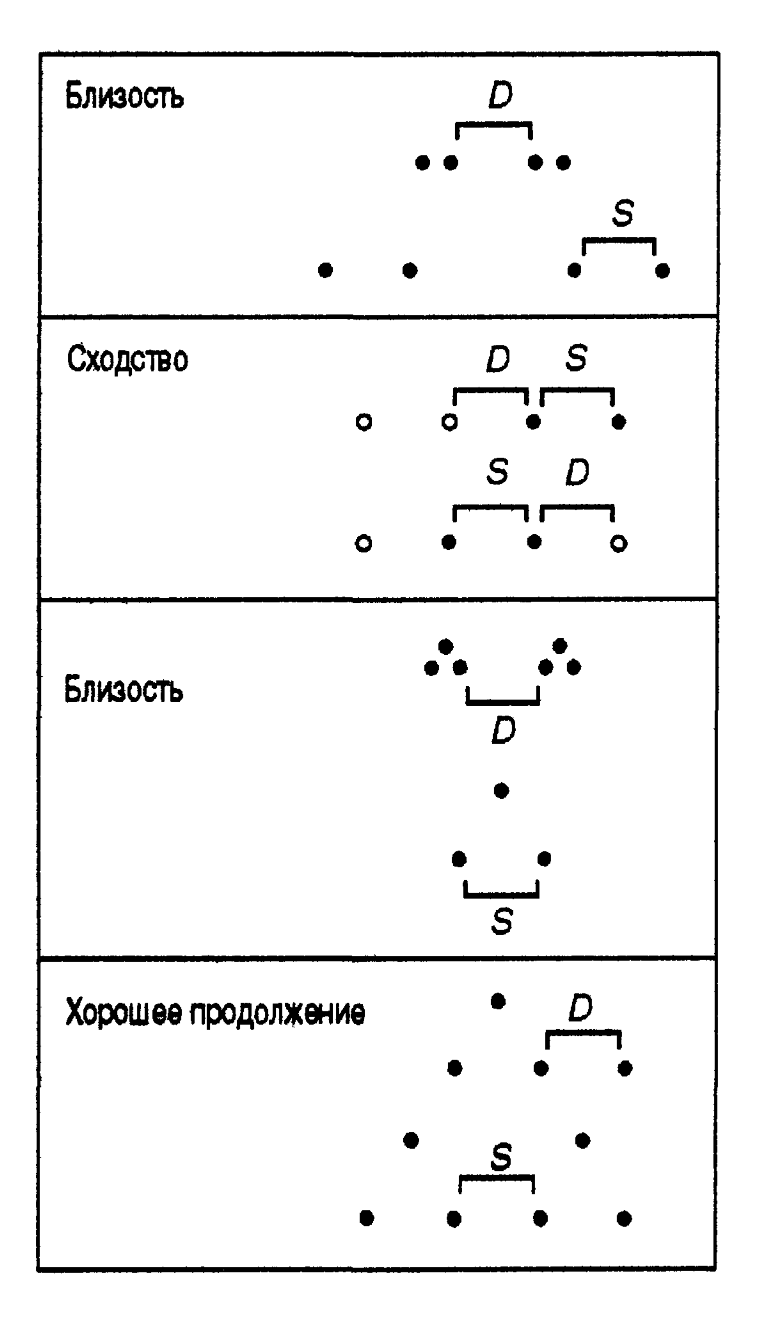


Рис. 7.18. Влияние гештальт-факторов группирования на кажущееся расстояние между элементами паттерна

Испытуемые оценивали линейное расстояние между двумя точками, которое на рисунке отмечено буквами-маркерами *S* и *D*, сравнивая его со специальной шкалой горизонтальных расстояний. (Обращаем ваше внимание на то, что на рисунках, предъявленных испытуемым, букв-маркеров не было.) Расстояние между элементами, которые воспринимаются как элементы одного и того же гештальт-паттерна, или группы, отмеченное буквой *S*, оценивалось неверно: наблюдателям казалось, что оно меньше, чем физически равное ему расстояние между элементами разных перцептуальных групп (эти расстояния отмечены буквой *D*). Следовательно, элементы связанные различными гештальт-принципами группирования, кажутся расположенными ближе друг к другу, чем элементы, между которыми подобной связи нет. (*Источники:* Coren & Girgus, 1980; Enns & Girgus, 1985)

На восприятие наблюдателей оказывали влияние структурные связи в гештальт-конфигурациях, что проявилось в искаженных представлениях о расстояниях.

Расстояние между элементами, которые воспринимались как детали одного и того же перцептивного паттерна, казалось испытуемым меньше (элементы казались расположенными ближе друг к другу), чем точно такое же расстояние между элементами, принадлежащими перцептивным группам, не связанным друг с другом в гештальтистском смысле этого слова. Иными словами, человеку кажется, что элементы, связанные различными тенденциями группирования, находятся ближе друг к другу, чем элементы, физическое расстояние между которыми точно такое же, но между которыми нет никакой связи в гештальтистском смысле этого слова. (Однако чем старше человек, тем менее его оценки подвержены подобным искажениям. См. Enns & Girgus, 1985.)

Закон прегнантности

Закон прегнантности, или закон *хорошей формы*, — это совокупность многих из перечисленных выше факторов и принципов и некоторых вытекающих из них выводов, постулирующая существование тенденции к восприятию самой простой и стабильной конфигурации из всех возможных вариантов. Однако хотя описательный термин «хорошая» интуитивно и понятен, смысл, который вкладывают в него гештальт-психологи, нуждается в уточнении. Попытка количественно оценить структурные свойства формы, делающие ее «хорошей», была предпринята Хохбергом и Мак-Алистером (Hochberg & McAlister, 1953). Они предположили, что форма тем «лучше», чем меньше информации требуется для ее распознавания. Иными словами, на практике более вероятна реализация той перцептивной альтернативы, для которой нужно меньше информации, чем для других, и которая базируется на «лучшей» из возможных форм. Следовательно, «хорошей» в гештальтистском смысле слова является простая и стабильная форма.

Фундаментальный гештальтистский закон прегнантности отражает результаты действия гештальтистских принципов группирования. Организация визуального паттерна на базе гештальтистских принципов упрощает процесс восприятия и делает его более эффективным. Например, идентифицировать замкнутую фигуру легче, чем незамкнутую, так как при этом не требуется данных о величине разрыва и о его местоположении; лаконичным может быть также и описание симметричной фигуры: достаточно описать лишь одну ее половину, так как вторая половина является зеркальным изображением первой. Посмотрите на рис. 7.19. Представлен-

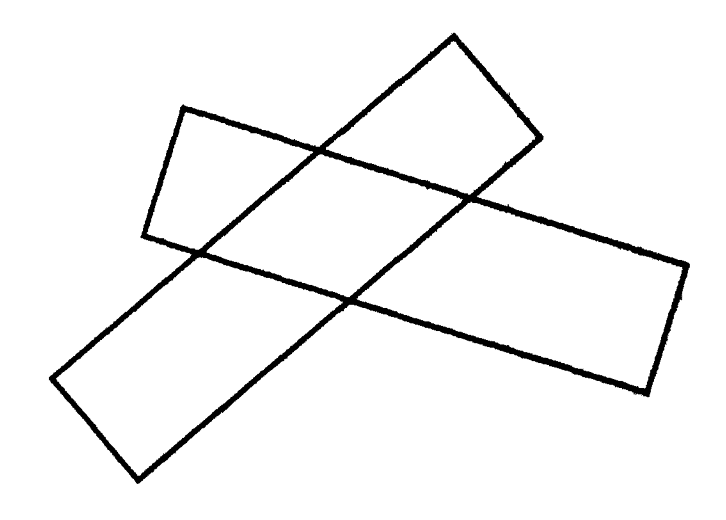


Рис. 7.19. Более вероятно, что эта конфигурация будет воспринята как два наложенных друг на друга прямоугольника, чем как сочетание пяти фигур неправильной формы, так как в первом случае требуется меньше информации: 8 линейных отрезков и 8 углов и 16 линейных отрезков и 16 углов соответственно

ную на нем конфигурацию обычно называют двумя наложенными друг на друга прямоугольниками. Однако ее можно воспринять и по-другому — как сочетание пяти предметов неправильной формы. В этом случае для распознавания этого объекта как единого целого требуется больше углов, линий и точек пересечения. Следовательно, в соответствии с анализом, основанным на том, насколько «хороша» данная форма, такое восприятие наименее вероятно. Напротив, поскольку для восприятия этой конфигурации как двух наложенных друг на друга прямоугольников требуется *меньше* данных, скорее всего, наблюдатель воспримет ее именно так и эта конфигурация обладает более хорошей формой, чем другие возможные конфигурации. (Обратите внимание на то, что рис. 7.13, *а* и 7.14 тоже иллюстрируют закон прегнантности.)

Сбалансированные, «хорошие» (в гештальтистском смысле слова) фигуры, как правило, запоминаются лучше, чем дезорганизованные (Howe & Brandau, 1983, Howe & Jung, 1986). Возможно, это происходит потому, что они легче «кодируются», а значит, и когнитивные затраты на их распознавание существенно ниже (Hatfield & Epstein, 1985). Известно, что если такой визуальный стимул, как фотография человека хорошо организован и запоминается как хорошая или целостная гештальт-фигура, в дальнейшем его компоненты распознаются более легко (Mermelstein, Banks & Prinzmetal, 1979; Purcell & Stewart, 1988).

Предположение, что целое воспринимается лучше, чем его части, тоже имеет немало подтверждений. Шендель и Шоу сравнили восприятие букв целиком и восприятие их характерных фрагментов (например, внешних контуров) (Schendel & Shaw, 1976). Например, если испытуемым нужно было решить, является ли вспыхнувшее на экране изображение короткой горизонтальной линией (–) или наклоненной влево диагональю (\), они лучше справлялись с заданием в тех случаях, когда эти фрагменты предъявлялись в виде части букв «H» или «N», которые и отличаются друг от друга линейными элементами, а не элементами в виде изолированных линий. Короче говоря, испытуемые отвечали быстрее и правильнее тогда, когда они видели не отдельные фрагменты букв, а буквы целиком.

Аналогичное явление, названное *эффектом превосходства слова* (*word-superiority effect*) и заключающееся в том, что слова распознаются лучше, чем отдельные входящие в их состав буквы, описано в (Johnston & McClelland, 1973, 1974; Reicher, 1969; Wheeler, 1970). Следовательно, бóльшая по величине единица (слово) воспринимается правильнее, чем любой из ее изолированных компонентов (образующие его буквы).

Слова и буквы, из которых они образованы, — не единственный пример превосходства восприятия целого над восприятием частей. Известно, например, что идентификация стимула облегчается, если он представляет собой часть какого-либо рисунка, на котором изображен трехмерный объект (Enns & Prinzmetal, 1984); восприятие стимула облегчается и тогда, когда он предъявляется не изолированно, а в качестве составной части какой-либо хорошо известной конфигурации (Lanze, Maguire & Weisstein, 1985).

Следующий раздел посвящен перцептивному явлению, которое называется *субъективные контуры* и которое, судя по всему, представляет собой следствие гештальт-фактора замкнутости Хотя субъективные контуры являются примером

холистичности, глобальности и спонтанности восприятия (а именно такова, по мнению гештальтистов, природа этого процесса), складывается такое впечатление, что в их возникновении определенную роль играют также и другие факторы его организации.

Субъективные контуры

Процесс, который напоминает процесс достижения замкнутости, может происходить на свободном участке поля зрения и вызывает появление границ или контуров, был назван первооткрывателем этого интересного и необычного явления Канизой **субъективными контурами** (Kanizca, 1976, 1979). (Субъективные контуры также называются *иллюзорными контурами, или кажущимися контурами.*) Примеры субъективных контуров представлены на рис. 7.20. Обратите внимание на то, что в некоторых случаях видны не только контуры, но и фигуры полностью.

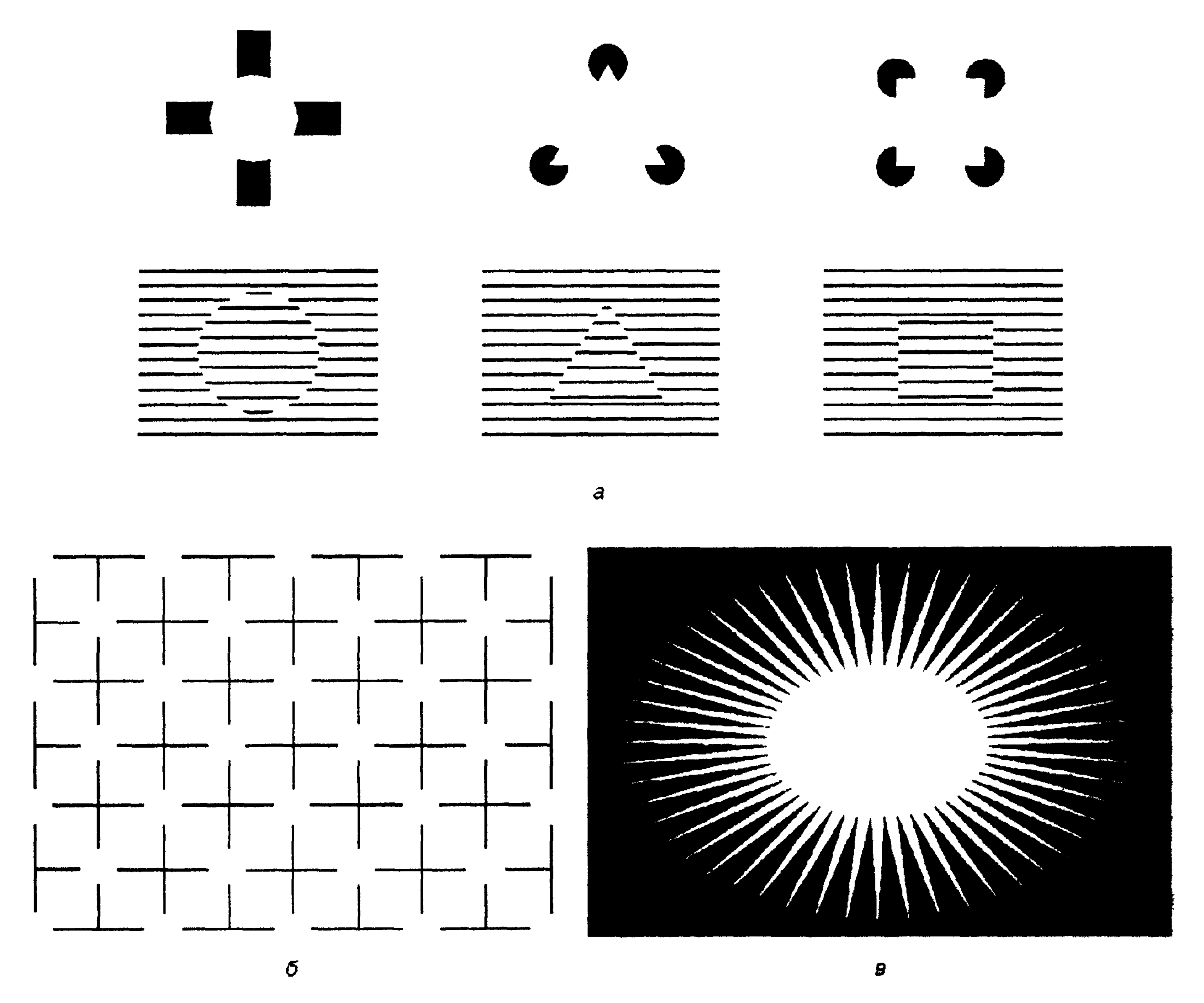


Рис. 7.20. *а* – благодаря субъективным контурам возникает ощущение определенной формы (круга, треугольника и квадрата). *б* – отсутствующие точки пересечения линий, образующих решетку, создают иллюзию диагоналей, проходящих через иллюзорные круги (*Источник*: Ehrenstein, 1941). *в* – «сияющее яйцо». Субъективные контуры и контраст вызывают появление мерцающего овала в центре рисунка. (*Источник*: Schiffman, 2000)

Хотя эти контуры (и фигуры) иллюзорны, их можно измерить и оценить количественно (Banton & Levı, 1992).

Попытки объяснить появление субъективных контуров предпринимались многими исследователями, однако ни одну трактовку этого явления нельзя назвать ни полной, ни общепризнанной Например, было высказано предположение о том, что субъективный контур представляет собой кажущийся край поверхности, видной в глубине (Coren, 1972; Tse, 1998). Иными словами, контур служит для упрощения сложного плоскостного расположения элементов за счет превращения его в более легко кодируемое объемное расположение. Однако, как отмечал Рок (Rock, 1986), эффект глубины, как правило, возникает *после* восприятия фигуры с субъективными контурами.

Известна и точка зрения, согласно которой субъективные контуры возникают за счет эффектов светлотного контраста вследствие разной светимости соседних участков, т. е. субъективный контур представляет собой воспринимаемый край участка, который из-за существенной разницы в светлоте кажется светлее своего фона (Frısby, 1980, Jory & Day, 1979, Petry & Meyer, 1987). Однако вполне отчетливые субъективные контуры появляются и тогда, когда условия для возникновения светлотного контраста минимальны (рис. 7.21) (Kennedy, 1988).

Когнитивно-гештальтистское объяснение разницы светлоты кажущейся формы, образованной субъективным контуром, и фона предложено Брэдли и Дюма (Bradley & Dumaıs, 1975; Bradley & Petry, 1977; Dumaıs & Bradley, 1976). Оно основано на ранее описанной организации взаимодействия между фигурой и фоном, которая такова, что фигура, как правило, кажется более светлой или более интенсивной (по цвету), нежели фон с точно такой же светлотой. Например, поскольку

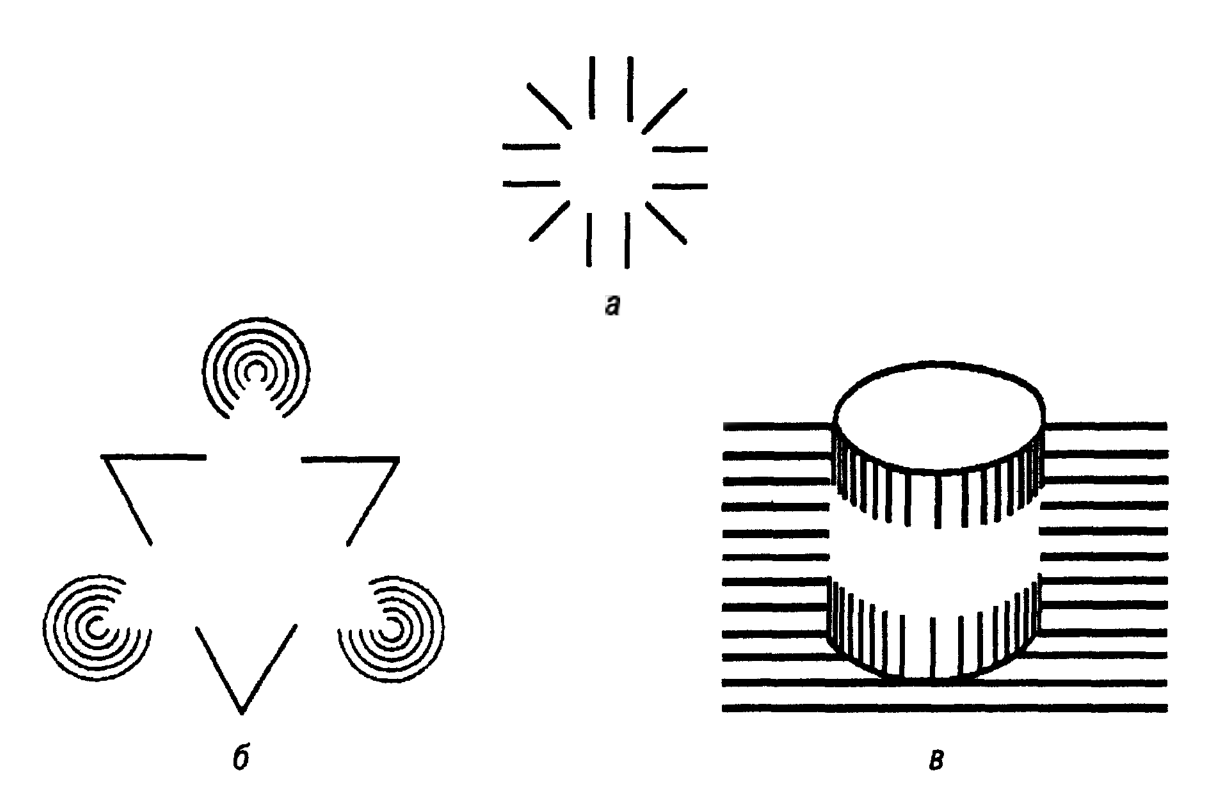


Рис. 7.21. Субъективные контуры, возникающие в условиях низкого светлотного контраста
а – центральный круг отчетливо виден, хотя использованы только радиальные линии. *б* – между тремя элементами, каждый из которых образован тремя концентрическими окружностями, виден треугольник. *в* – объемное восприятие центральной части цилиндра создается с помощью линейных сегментов. (Обратите внимание на то, что рис. 7 20, *а* и *б* тоже иллюстрируют образование субъективного контура из практически неконтрастных линейных элементов)

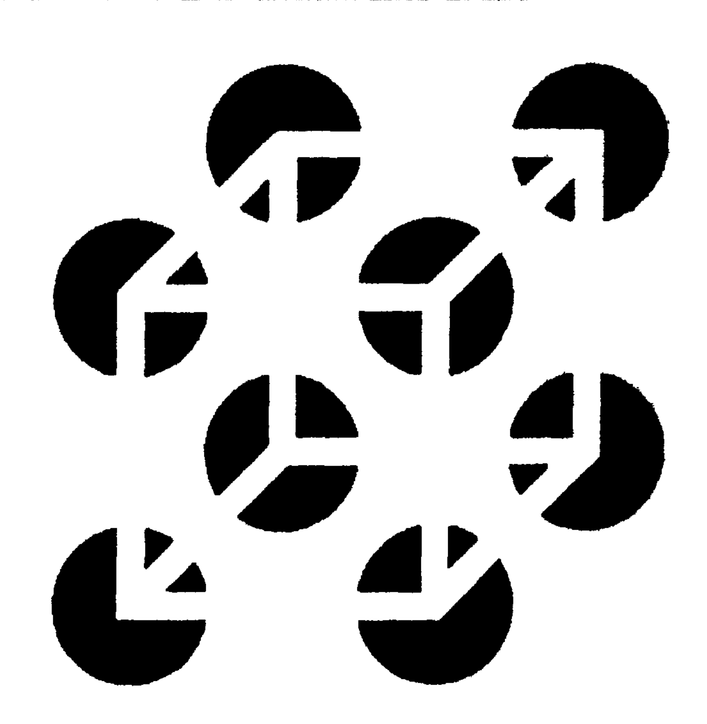


Рис. 7.22. Субъективный куб Неккера, который может восприниматься двояко. (*Источник:* Bradley, Dumai & Petry, 1976)

центральные участки рис. 7.5 и 7.20, *а* воспринимаются как фигуры (т. е. как круги, треугольники, прямоугольники), они и будут казаться светлее своего фона. Короче говоря, эффект светлоты вторичен по отношению к восприятию фигуры.

Занимательный пример подобного когнитивного подхода к субъективным контурам представлен на рис. 7.22, на котором изображен еще один вариант (с субъективными контурами) куба Неккера (другой вариант этой фигуры рассмотрен в главе 1).

При первом взгляде на рисунок он воспринимается как трехмерная фигура, похожая на куб, и кажется, что за каждым углом куба лежит черный круг и что «линии», связывающие углы куба, лежат между кругами. Это не только первое впечатление от рисунка, но и наиболее распространенный вариант его восприятия. Хотя виден весь куб, линии, «возникающие» между кругами, иллюзорны.

При альтернативном варианте восприятия этой фигуры субъективные контуры *не появляются*. Добиться такого восприятия можно, если принять, что восемь кругов — это восемь отверстий в белой плоскости, помещенной перед кубом. В этом случае кажется, что куб таким образом размещается между темным задником и белой плоскостью, что через каждое отверстие видно по углу, а остальные элементы куба закрыты центральной фигурой. При такой организации восприятия (когда куб оказывается на заднем плане) субъективные контуры, которые раньше были видны между кругами, не возникают. Кстати, поскольку фигура — куб Неккера с признаками глубины, которые можно толковать двояко, — возможны четыре варианта ее восприятия. Если вы на минуту или на две зафиксируете на ней свой взгляд, вы не только увидите две описанные выше перцептивные альтернативы, но для каждой из них будет по два взаимоисключающих и сменяющих друг друга варианта ориентации по глубине передней и задней стенок куба.

Кажущееся перекрывание

Возможно, причиной образования субъективных контуров являются некоторые особенности наблюдателя и стимула. Однако решающую роль в образовании субъективных контуров играет восприятие центральной фигуры, которая частично заслоняет или перекрывает элементы, лежащие у нее по краям. Иными словами, все то, что видится как незавершенные, неполные элементы, — всевозможные

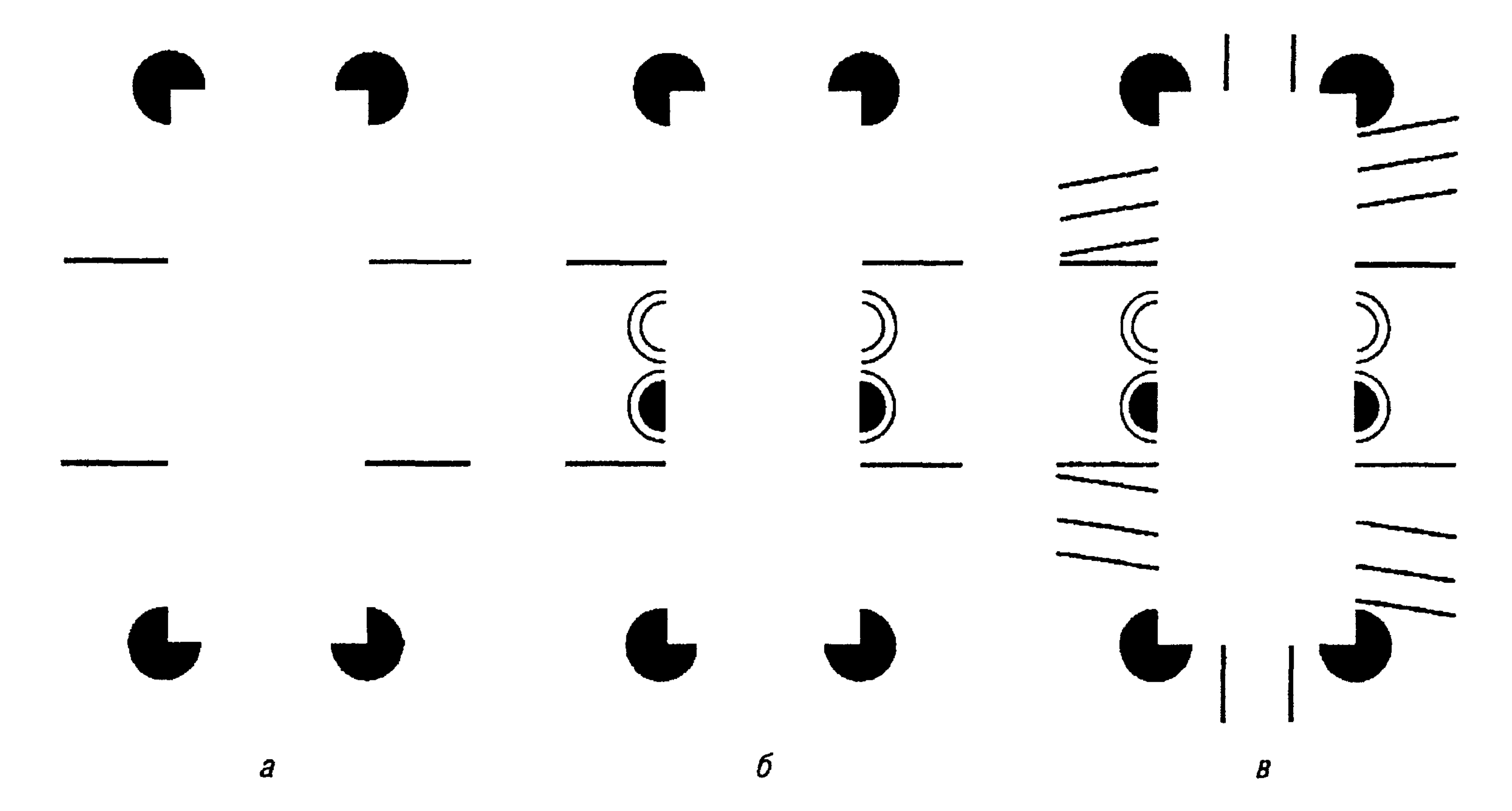


Рис. 7.23. По мере того как увеличивается количество признаков, позволяющих предположить, что центральная фигура и фон перекрываются, эффект субъективного контура усиливается Хотя субъективный контур средней интенсивности можно наблюдать уже на *а*, добавление признаков, усиливающих восприятие перекрывания фона прямоугольником, представленное на *б* и *в*, усиливает и эффект субъективных контуров

«зияния», клинья и обрывы линий — воспринимается как нечто, частично закрытое или перекрытое центральной фигурой. Чем отчетливее проявляется внутри конфигурации это **кажущееся перекрывание** центральной поверхностью или фигурой, тем быстрее возникают субьективные контуры и тем больше они обращают на себя внимание (рис. 7.23).

С другой стороны, если элементы, вызывающие появление контура, сами по себе идентифицируются как завершенные и когерентные фигуры, эффект субъективного контура либо очень слаб, либо вообще не возникает. В этом случае явно *не* нарушенная, или полная, форма элементов, вызывающих образование контура, несовместима с восприятием центральной фигуры как перекрывающей (рис. 7.24).

Кажется, что центральные фигуры на рис. 7 24, *а*, которые воспринимаются как прямоугольник и треугольник, перекрывают (или закрывают) часть каждого из элементов, образующих их углы. Форма этих элементов, а также их очевидная фрагментарность помогают определить форму центральной фигуры и природу ее субъективных контуров. Однако на рис. 7.24, *б* угловые элементы — завершенные фигуры, и никакого их перекрывания центральной фигурой нет. У наблюдателя вообще нет впечатления, что они перекрыты (или заслонены) частью какой-либо другой фигуры. Именно по этой причине не возникают ни субъективные контуры, ни какие-либо фигуры. Вообще на субъективные контуры большое влияние оказывает форма элементов, образующих края (Kennedy, 1988; He & Ooı, 1998).

Восприятие той или иной конкретной формы зависит от контекста, в котором возникает стимул (т. е. от перекрывающих друг друга элементов). Это позволяет с большой долей уверенности предположить, что большинство субъективных контуров — результат нисходящих процессов. Кажущееся перекрывание порождает

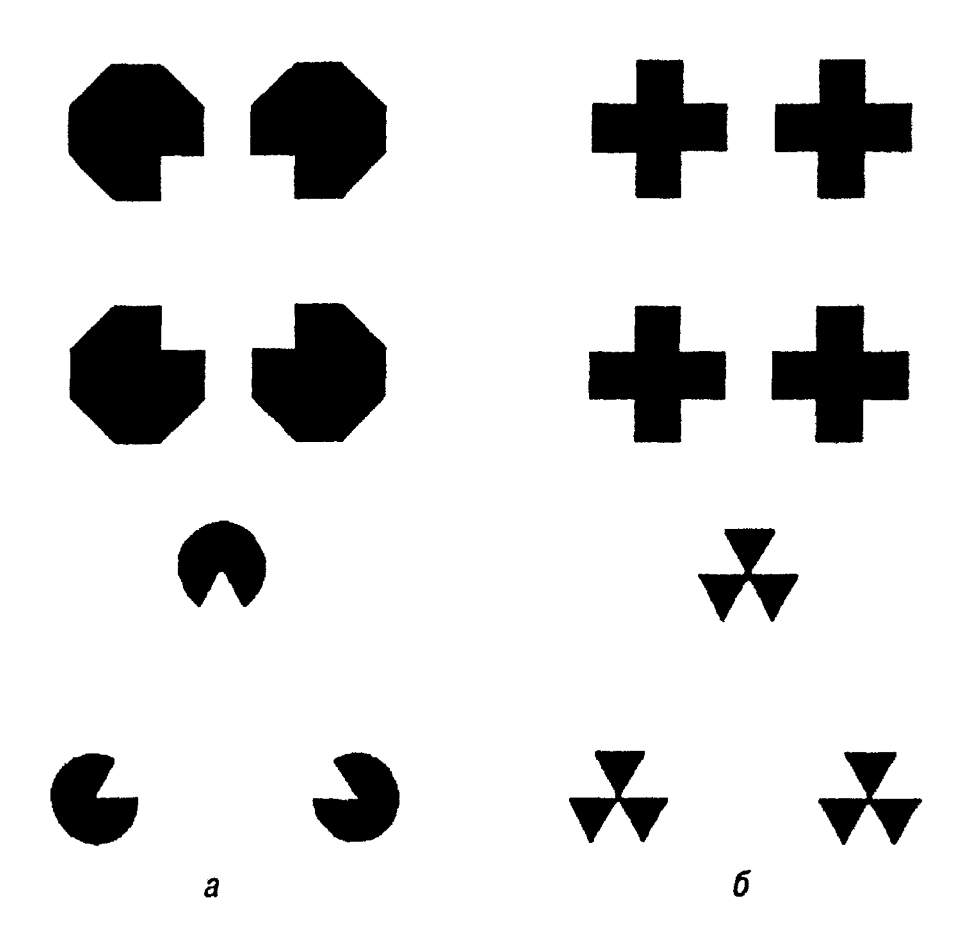


Рис. 7.24. Центральные фигуры, представленные на *а*, демонстрируют эффект субъективных контуров. Наблюдателю кажется, что они закрывают фрагменты углов черных многоугольников или сегменты черных дисков. На *б* вместо неполных многоугольников и дисков – завершенные, самостоятельные фигуры, которые не участвуют в восприятии центральной формы

восприятие краев фигуры, а края генерируют кажущиеся контуры; так общие принципы восприятия приводят к восприятию конкретной формы. С подобной трактовкой согласуется и определение Рока, который назвал результирующий эффект светимости, усиливающий субъективные контуры, **когнитивным решением** (*cognitive invention*), предназначенным для осмысленного восприятия формы (Rock, 1986). Кажущееся перекрывание и определенная когнитивная модель решения способствуют осмысленному восприятию необычных конфигураций, представленных на рис. 7.25, *а* и отличающихся тем, что в них субъективными контурами оказываются очерченными формы, которые кажутся пересекающимися с плоскостями, образованными линейными сегментами. Очевидная объемность, или трехмерность, форм, представленных на рис. 7.25, *б*, свидетельствует о том, что субъективные контуры, являющиеся следствием кажущегося перекрывания, свойственны не только плоскостным изображениям (двухмерным формам) (Tse, 1998).

Кажущееся перекрывание может быть не единственным когнитивным фактором, позволяющим нам воспринимать субъективные контуры и иллюзорные фигуры. Высказывались предположения и о существовании многих других когнитивных факторов, например таких, как знакомство со специфическими формами (Wallach & Slaughter, 1988) и избирательное внимание (Gurnsey, Humphrey & Kapitan, 1992; обзоры литературы по этой теме представлены в Parks, 1984; Petry & Myer, 1987; Purghe & Coren, 1992). Более того, как показано на рис. 7.25, *с*, субъективные контуры и восприятие знакомой формы возможны и в тех случаях, когда нет кажущегося перекрывания (Purghe, 1993).

Известно также, что некоторые кортикальные нейроны реагируют на субъективные контуры определенных типов во многом точно так же, как и на реальные контуры (Peterhans & Heydt, 1991; Rubin et al., 1996). Это открытие вместе с данными о том, что субъективные контуры видят и двухмесячные младенцы (Johnson & Aslin, 1998; Johnson, 1999), и разные животные, позволяет с большой долей вероятности предположить, что восприятие субъективных контуров может быть «по-

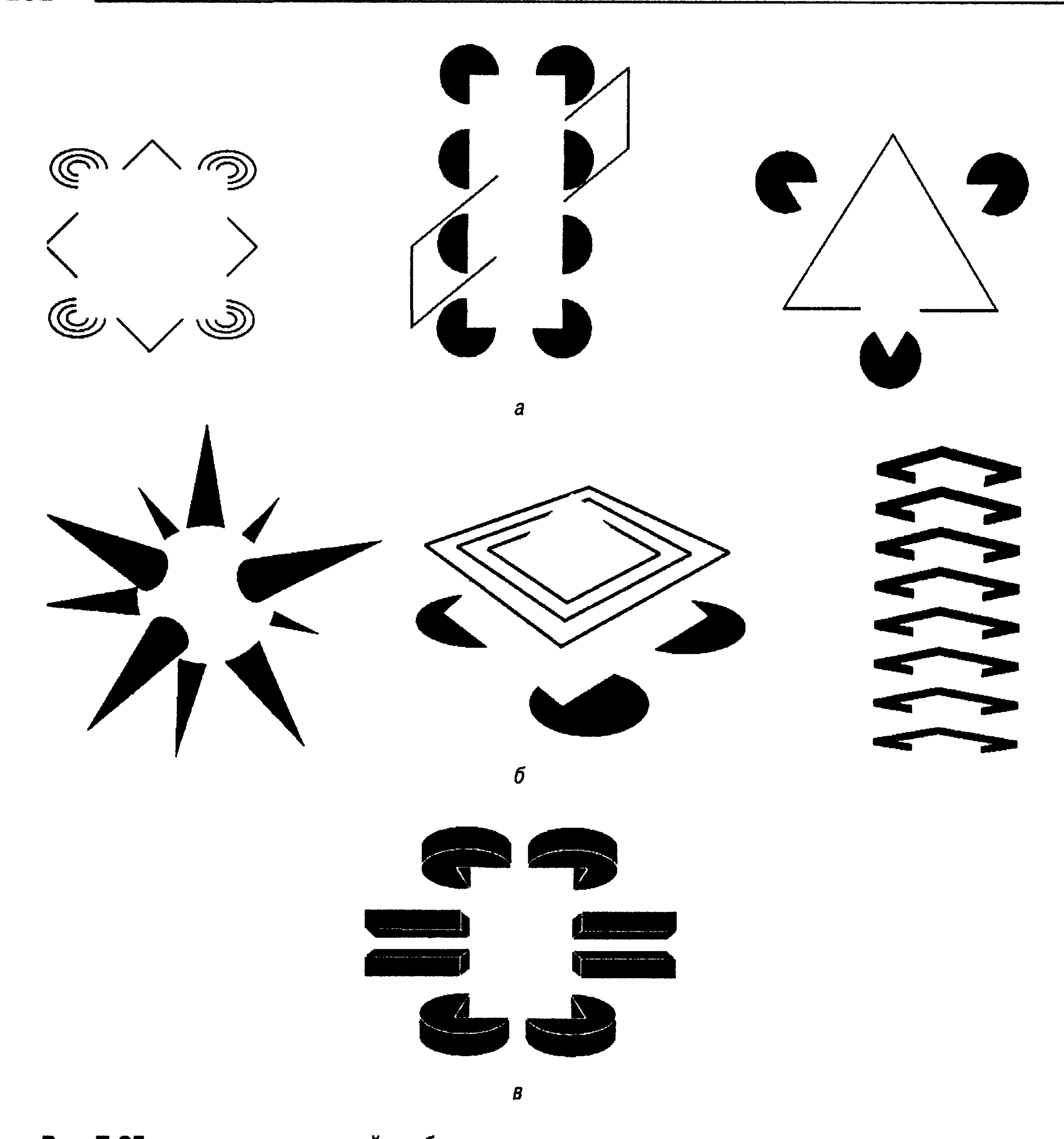


Рис. 7.25. *а* – пересечение линий и субъективных контуров создает иллюзию пересечения контуров с плоскостями, образованными прямыми линиями. (*Источник:* Kanizca, 1979.) *б* – объемные, или трехмерные, фигуры тоже образуют субъективные контуры. *в* – субъективные контуры без очевидного перекрывания. В центре виден прямоугольник, но ни его «углы», ни его «стороны», судя по производимому им впечатлению, не перекрывают ни одну из окружающих его и создающих контур фигур. (*Источник:* Purghé, 1993, p. 810)

бочным продуктом» естественного механизма восприятия зрительной системой пространственной информации. Восприятие субъективных контуров настороженными обезьянами (Heydt & Peterhans, 1989a, 1989b; Grosof et al., 1993; Winckelgren, 1992) и кошками (Bravo et al., 1988) было объяснено избирательной активностью клеток коры головного мозга. Подобные результаты делают по меньшей мере сомнительной саму возможность объяснения происхождения субъективных контуров только на основании когнитивных факторов.

Нейрофизиологические основы организации восприятия

Прежде чем завершить обсуждение вопросов, подчеркивающих общие тенденции, присущие организации восприятия (гештальтистские организующие тенденции и связанные с ними такие перцептивные процессы, как восприятие сочетания «фигура–фон», а также образование субъективных контуров), рассмотрим следующую проблему: имеет ли мозг избирательные механизмы, предназначенные исключительно для извлечения глобальных, холистических свойств из визуально не связанных друг с другом элементов визуальных образов? Иными словами, существуют ли на нейронном уровне процессы, коррелирующиеся с теми организующими процессами зрительной системы, которые позволяют нам видеть отдельные объекты в окружающем мире?

Ответ на это вопрос может быть получен в результате изучения такой патологии участков коры головного мозга, обрабатывающих зрительную информацию, которая частично или полностью лишает людей возможности воспринимать связь между элементами и интегрировать на этой основе восприятие завершенного, цельного объекта. Клинические нейрофизиологические исследования показали, что некоторые травмы головы и заболевания (например, опухоль, инсульт, остановка сердца, энцефалит), а также отравления такими химическими веществами, как оксид углерода или соединения ртути, вызывая необратимые изменения в затылочной, височной и теменной долях коры головного мозга, могут стать причиной избирательного уменьшения способности человека к восприятию (т. е. к идентификации или распознаванию), узнаванию в холистическом, гештальтистском смысле этих слов; при этом в большинстве случаев другие функции зрительной системы остаются неизменными (Damasio, 1985; Farah, Humphreys & Rodman, 1999; Humphreys & Riddoch, 1987).

Оптическая агнозия

Оптической агнозией (агнозия в дословном переводе с греческого — «без знания») называется неспособность узнавать и идентифицировать общеизвестные объекты. Этот термин был введен в научный оборот в 1891 г. Фрейдом для обозначения недуга, которым страдали некоторые его пациенты и который проявлялся в их неспособности интегрировать зрительно воспринимаемые элементы в завершенное, узнаваемое целое. Люди, страдающие оптической агнозией, без труда узнают простые геометрические формы, но не способны идентифицировать сложные объекты, которые требуют от зрительной системы интеграции и организации отдельных перцептивных компонентов. Знакомые объекты, которые обычно воспринимаются как цельные, завершенные предметы, остаются не узнанными ими и воспринимаются только как совокупность разрозненных, не связанных друг с другом элементов.

Известны разные формы агнозии, но во всех случаях болезнь проявляется в нарушении способности к узнаванию объектов, несмотря на сохранившуюся способность к узнаванию их отдельных элементов (более подробное описание представлено в Farah, 1990; Martin, 1998). Для нас наибольший интерес представляет та форма агнозии, которая называется **прозопагнозией** (что в дословном переводе

с греческого означает «без знания лица») Восприятие лица безусловно является результатом гештальтистского процесса в том смысле, что для конструирования единственного в своем роде, узнаваемого «объекта» необходима перцептивная интеграция его отдельных черт (глаз, рта, носа и т д) Что же касается больных прозопагнозией, то они, будучи во всем остальном абсолютно нормальными людьми, внезапно утрачивают способность узнавать лица своих родных, близких друзей, знаменитостей и даже собственные лица на фотографиях или в зеркале (Damasio, 1985) Дамазио и его коллегам принадлежит следующее описание драматической ситуации, в которой оказался страдавший прозопагнозией лорд Дэвид Сэсил

> Пятый маркиз Солсбери, неоднократно становившиися премьер-министром Великобритании, внезапно понял, что с трудом узнает не только лица своих друзей, но и лица членов собственнои семьи, если встречается с ними неожиданно Однажды, стоя возле трона во время дворцовой церемонии маркиз заметил улыбавшегося ему молодого человека «Кто вы, мой юныи друг?» — прошептал он — «Ваш старший сын», — ответил юноша (Damasio et al , 1982, p 331)

Судя по всему, больные прозопагнозией способны воспринимать кое-какую информацию, необходимую для узнавания лиц (например, они нередко воспринимают лицо именно как лицо и даже называют части лица, показывая их), но они не могут оценивать и интегрировать фрагментарную информацию, без чего узнавание людей невозможно Прозопагнозия не означает, что человек вообще не способен никого узнавать страдающие этим недугом часто идентифицируют людей по таким их индивидуальным признакам, как голос, особенности фигуры, а в некоторых случаях — и одежды (Farah, Humphrey & Rodman, 1999)

Детальное описание агнозии и прозопагнозии доступно лишь специалистам Однако информация о том, что страдающие этими недугами люди способны воспринимать локальные, изолированные черты лица — глаза, уши, нос, но не могут интегрировать или перцептивно связывать их вместе, чтобы узнавать конкретных людей, позволяет с большой долей уверенности предположить, что эти заболевания — результат разлаженности того кортикального механизма, который лежит в основе сложной, основанной на взаимосвязях природы восприятия

Ориентация фигуры и восприятие формы

Теперь мы уже знаем, что распознавание фигуры стимула зависит от многих факторов Двумя дополнительными факторами являются кажущаяся ориентация и контекст, в котором находится фигура В данном случае *ориентация* — это такое местоположение верха, низа и краев фигуры, каким его воспринимает наблюдатель С изменением их местоположения изменяется и восприятие Незнакомые формы, представленные на рис 7 26, *а* кажутся отличными от форм, представленных на рис 7 26, *б*

На самом же деле формы в каждом горизонтальном ряду геометрически эквивалентны друг другу, но ориентированы по-разному Ясно, что восприятие фигуры зависит от ее ориентации

Кроме того, для восприятия фигур с узнаваемыми формами принципиальное значение имеет не ориентация их образов на сетчатке, а то, как формы ориентиро-

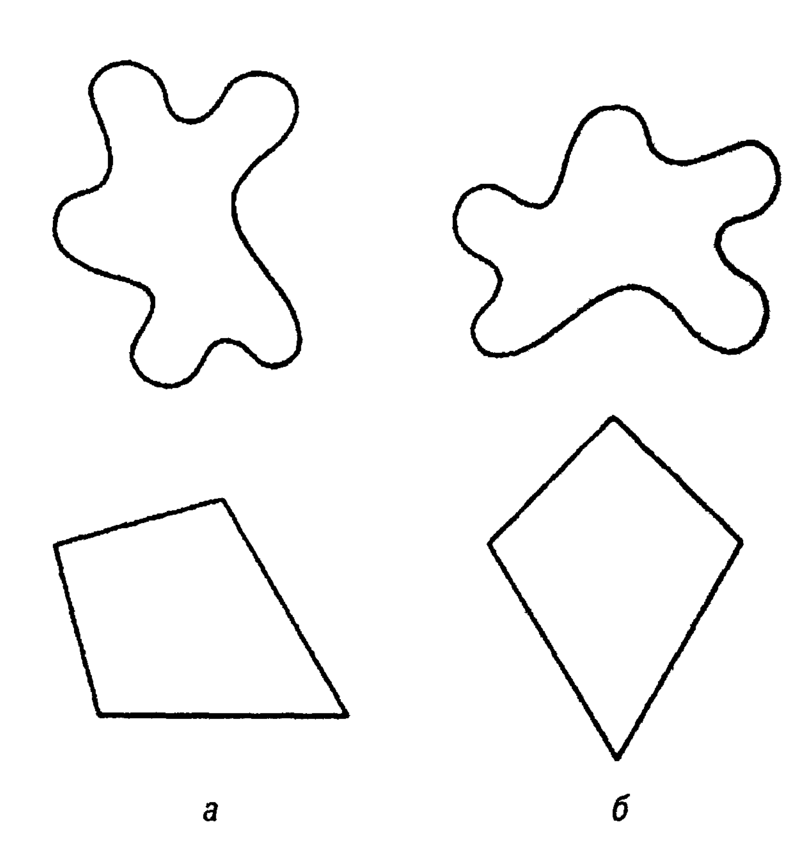


Рис. 7.26. Формы, представленные на *а*, кажутся отличными от форм, представленных на *б*. Однако формы внутри каждого горизонтального ряда геометрически эквивалентны друг другу, но ориентированы по-разному. Правая верхняя форма повернута на 90°, а нижняя левая – на 45° (по отношению к формам, помещенным слева в том же горизонтальном ряду). (*Источник*: Rock, 1974)

ваны относительно поверхности земли, окружающей обстановки и визуальной системы координат наблюдателя, т. е. те факторы, которые Рок назвал **ориентацией относительно окружающей обстановки**. При одном только изменении ориентации фигуры относительно ретинальных координат восприятие ее формы не изменяется. Так, неоднозначная форма, изображенная на рис. 7.27, *а*, будет восприниматься как бородатый профиль, если смотреть на нее прямо и если повернуть голову вправо на 90°; положение головы не влияет и на восприятие формы на рис. 7.27, *б* — при повороте головы влево на 90° она по-прежнему будет восприниматься как контурная карта США. Однако в каждом случае образ формы на сетчатке ориентирован для реверсивного (обратного) восприятия. Следовательно, скорее узнается не та фигура, образ которой на сетчатке расположен вертикально, а та, которая расположена вертикально по отношению к окружающей обстановке.

Другой пример влияния ориентации и контекста иллюстрируется рис. 7.28. Образы на сетчатке двух маленьких вписанных фигур (верх и низ рисунка) ориентированы одинаково, но эти фигуры по-разному ориентированы по отношению к прямоугольникам, в которые вписаны. Иными словами, они по-разному ориентированы относительно окружающей обстановки, в результате чего и кажутся отличными друг от друга. Верхняя фигура, вписанная в наклоненный прямоугольник, воспринимается как симбатно наклоненный квадрат, а нижняя фигура, образ которой на сетчатке идентичен образу верхней фигуры, воспринимается как фигура, напоминающая ограненный алмаз.

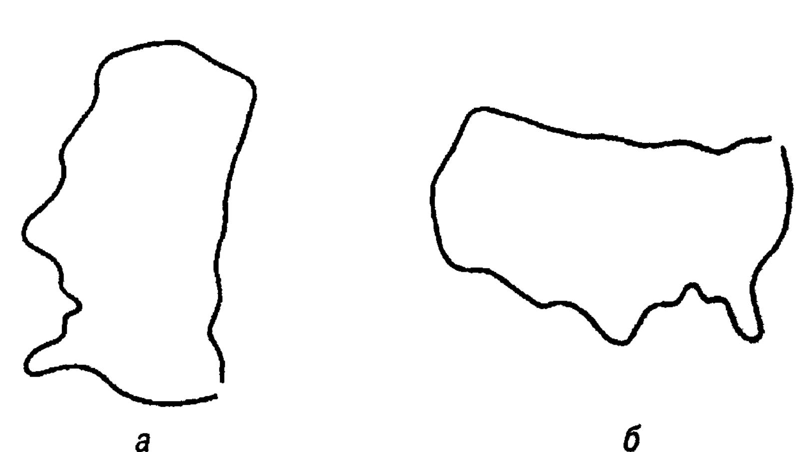


Рис. 7.27. Восприятие этих неоднозначных форм зависит от их ориентации. (*Источник*: Rock, 1973)

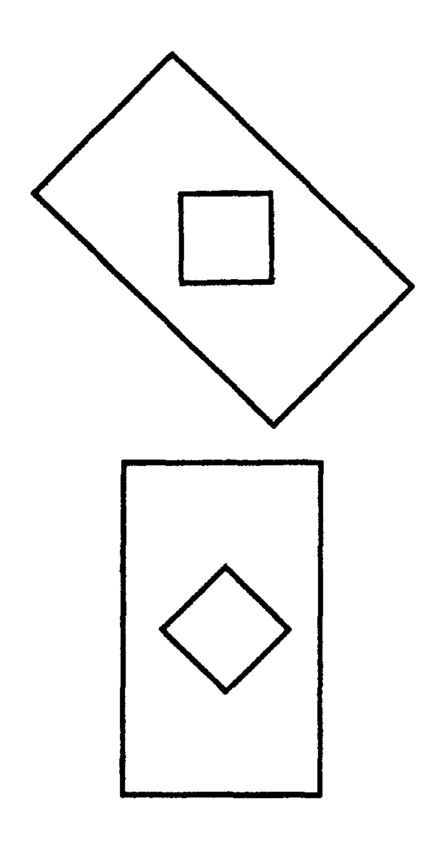


Рис. 7.28. Ориентация относительно окружающей обстановки и контекст. (*Источник*: Kaufman, 1979)

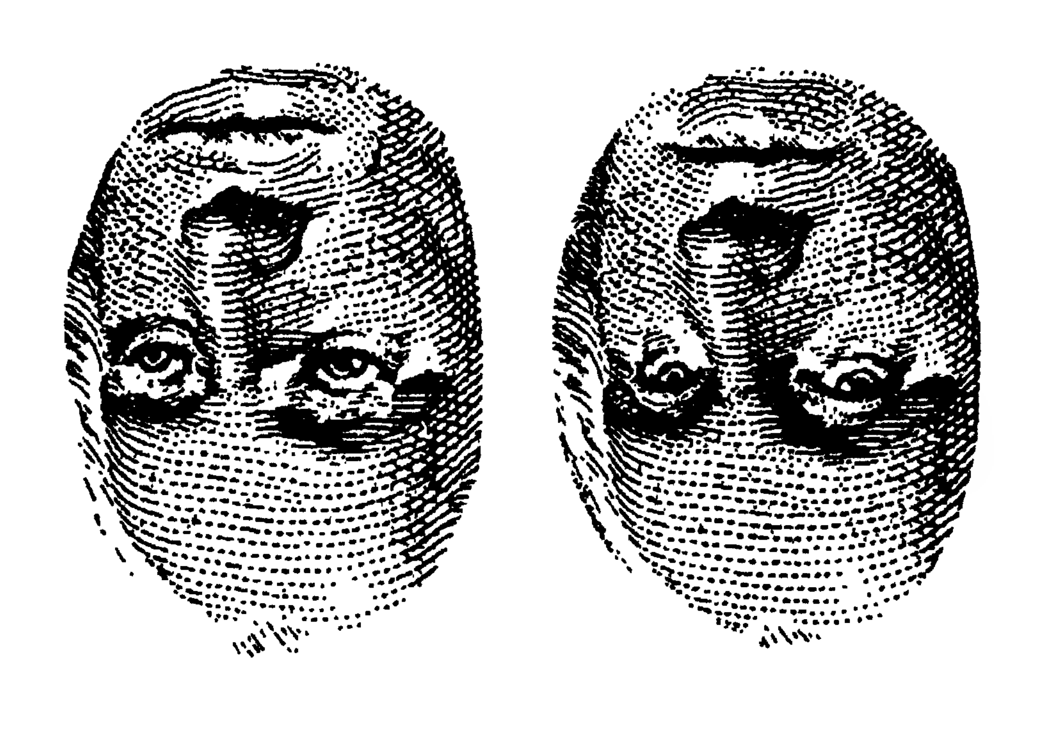


Рис. 7.29. Пока смотришь на перевернутые изображения, не видишь, что искажение черт лица (левый снимок) заметно изменило его выражение. Правый снимок – оригинальная фотография, изменения коснулись только глаз и рта. (*Источник*: Thompson, 1980)

Ориентация форм относительно окружающей обстановки потому имеет для их восприятия большее значение, чем ориентация их образов на сетчатке, что перцептивная система имеет тенденцию автоматически компенсировать наклоны тела и головы. Перцепция, основанная на ориентации относительно внешней обстановки, адаптирована к восприятию стабильного мира. В том, что биологическая система компенсирует собственные физические смещения относительно внешней обстановки, гораздо больше смысла, чем в том, чтобы с каждым поворотом тела воспринимать ее по-новому. Последнее привело бы к зрительному хаосу.

Однако общее правило, заключающееся в том, что ориентация сетчаточного образа предмета существенно не влияет на восприятие, имеет и интересные исключения. В частности, восприятие некоторых сложных фигур, которые мы обычно видим ориентированными строго определенным образом и которые состоят из нескольких частей, связанных между собой связью, имеющей определенный холистический, гештальтистский смысл, может существенно зависеть от ориентации их ретинального изображения. Так, нелегко узнать написанные или напечатанные слова или фотографические изображения, перевернутые «вверх ногами» (Farah et al., 1995, 1998). Посмотрите на рис. 7.29. Мы без труда понимаем, что перед нами лицо, но заметить последствия искажения отдельных черт сможем лишь тогда, когда повернем страницу на 180° (Thompson, 1980).

Перцептивная установка

Как уже отмечалось в главе 6, восприятие — это нечто большее, чем образование проекции стимула на сетчатке. Одной только совокупности внешних визуальных раздражителей — паттернов отдельных объектов, образованных линиями, точками и изменениями светлоты, — еще недостаточно для создания того осмысленного,

структурированного визуального мира, который мы на самом деле воспринимаем. Сейчас читателю уже должно быть понятно, что восприятие окружающего мира также зависит и от определенной предрасположенности наблюдателя, и от его намерений. На самом деле в обработке входящей визуальной информации важную роль играют и психологические процессы, более избирательные и изменчивые, чем описанные выше гештальтистские принципы. На восприятие влияют и прошлый опыт, и воспоминания, и ожидания, и внушение, и окружающая обстановка, и именно этим влиянием определяется готовность определенным образом — беспристрастно или предвзято — реагировать на визуальное стимулирование. То, что человек настроен на определенное восприятие окружающего мира, является результатом всех этих влияний — определенной **перцептивной установки.** В «Гамлете» Шекспир намекает на роль внушения в организации восприятия и придании смысла знакомым, но кажущимся бесформенными конфигурациям — облакам. Именно об этом идет речь в отрывке из диалога, в котором Гамлет откровенно издевается над Полонием:

Гамлет. Вы видите вон то облако, почти что вроде верблюда?
Полоний. Ей-богу, оно действительно похоже на верблюда.
Гамлет. Но, по-моему, оно похоже на ласточку.
Полоний. У него спина, как у ласточки.
Гамлет. Или как у кита?
Полоний. Совсем как у кита.

(*В. Шекспир*. Гамлет. Цит. по: *Шекспир В*. Полн. собр. соч.: В 8 т. / Пер. М. Л. Лозинского. М.: Искусство, 1960. Т. 6. С. 89.)

Следовательно, перцептивная установка — это своего рода определение перцептивных приоритетов, или готовность воспринимать мир, являющаяся следствием предшествующего опыта и контекста, в котором происходит восприятие. С помощью *нисходящего процесса* обработки информации перцептивная установка привлекает к участию в восприятии те допущения и тот предшествующий опыт, которые необходимы для выработки генеральных стратегий, применимых ко всей конфигурации. В свою очередь, эти подходы определяют восприятие элементов и их деталей. Следовательно, восприятие элементов «картины» определяется самой изначальной «большой картиной».

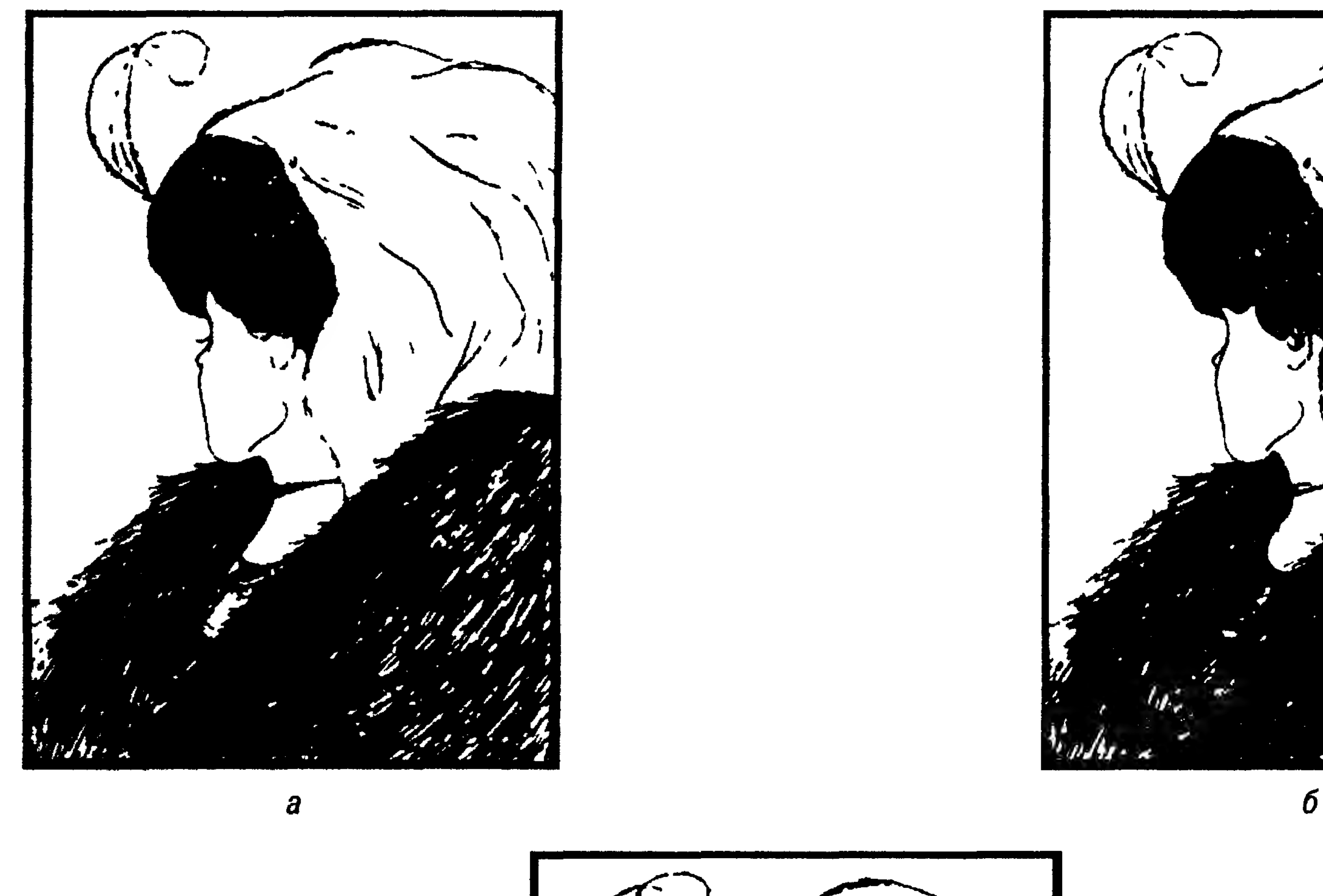




Рис. 7.30. Перцептивная установка и процесс *top-down*

Левый рисунок без труда воспринимается как знакомый профиль. Однако одних только его контуров, представленных на правом рисунке, для этого недостаточно. Необходимо еще и допущение об освещенности и результате кажущегося распределения теней по всему профилю

Интересный пример перцептивной установки, включающей *top-down*-процесс, приводится на рис. 7.30. На черном фоне изображены семь белых фигур неправильной формы. Однако едва ли не мгновенно этот рисунок воспринимается как знакомое лицо исторического деятеля в полупрофиль. Такое восприятие не является только результатом детектирования контуров фигуры. На правом рисунке эти контуры видны еще более отчетливо, но их недостаточно для осмысленного восприятия профиля. Существенными для восприятия лица в профиль являются возникающее благодаря рисунку представление об освещенности фигур и сочетании



а *б*



в

Рис. 7.31. Что наблюдатель увидит на *в* – силуэт молодой или пожилой женщины – зависит от его перцептивной установки. Если он сначала посмотрит на *а*, *в* покажется ему силуэтом молодой женщины, а если на *б* – то пожилой. (*Источник*: Boring, 1930)

света и тени на профиле. Оно играет роль установки, создает у наблюдателя известную предрасположенность к тому, чтобы «собрать» из разрозненных фрагментов такую единую фигуру (конфигурацию), которая соответствует его предыдущему опыту, а именно знакомое лицо.

Читателю может показаться, что «профиль» на рис. 7.30 является также результатом гештальтистской организации восприятия, основанной на восприятии сочетания «фигура—фон», а также на принципах «хорошего продолжения» и замкнутости. Влияние перцептивной установки на восприятие иллюстрируется рис. 7.31.

Экспериментальное подтверждение

Перцептивная установка

Если вы сначала посмотрите на рис. 7.31, *а*, а затем – на рис. 7.31, *в*, то, скорее всего, вы увидите силуэт молодой женщины. Напротив, взглянув сначала на рис. 7.31, *б*, а затем на рис. 7.31, *в*, вы решите, что перед вами пожилая женщина. В данном случае определяющую роль в восприятии играет перцептивная установка, которая зависит от того, с какого рисунка вы начали – с *а* или с *б*. Еще одним примером, иллюстрирующим роль перцептивной установки в восприятии, является классический пример «утка или кролик?», представленный на рис. 7.32.

Перцептивная установка играет определенную роль не только при восприятии фигур, не только при восприятии знакомых предметов. На рис. 7.33, *с* представлен неопределенный, обратимый куб Неккера, образованный рядом взаимно перекрывающихся квадратов (Long, Toppino & Mondin, 1992).

Если рассматривать эту фигуру без предварительной подготовки, в отрыве от какого-либо контекста, она будет восприниматься как создающая эффект глубины неопределенная конфигурация, образованная взаимно перекрывающимися квадратами и направленная *либо* вверх, *либо* вниз. Однако стоит вначале посмотреть на рис. 7.33, *а* или *б*, как восприятие рис. 7.33, *в* приобретает полную определенность, т. е. восприятие наблюдателем рис. 7.33, *в* было подготовлено его предшествующими действиями. (Иными словами, речь идет о перцептивной установке, или перцептивных приоритетах, созданной действиями наблюдателя, предшествовавшими рассматриванию рис. 7.33, *в*). Когда предъявлению рис. 7.33, *в* предшествовало кратковременное (продолжительностью менее 100 мс) предъявление рис. 7.33, *а*, он воспринимался как фигура, образованная взаимно перекрывающимися квадратами и «смотрящая» вниз, слева направо. Напротив, если вначале быстро предъявляли рис. 7.33, *б*, наблюдателям казалось, что конфигурация на рис. 7.33, *в* направлена вверх, справа налево. Как правило, восприятие неопределенных фигур, кото-

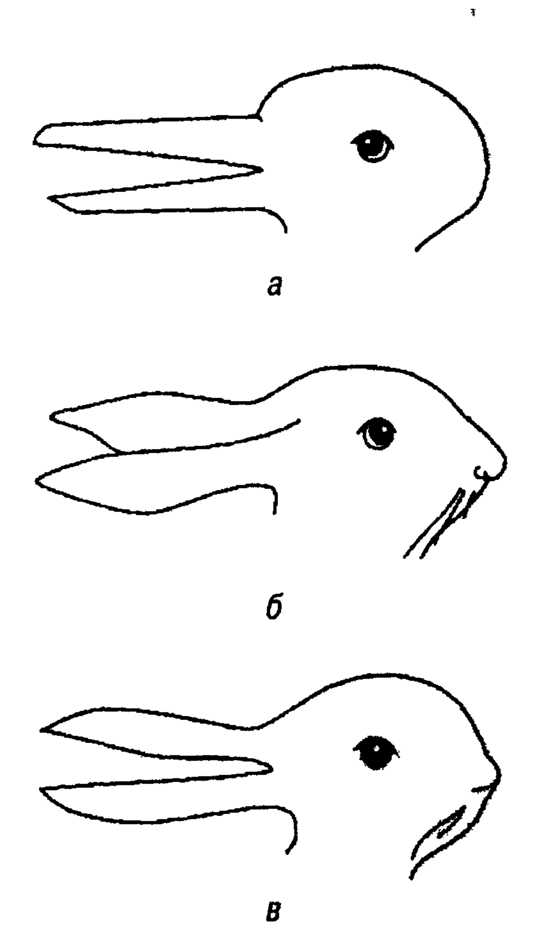


Рис. 7.32. Утка или кролик? Если сначала посмотреть на *а*, неопределенная фигура на *в* покажется уткой; если же сначала посмотреть на *б*, фигура на *в* покажется кроликом

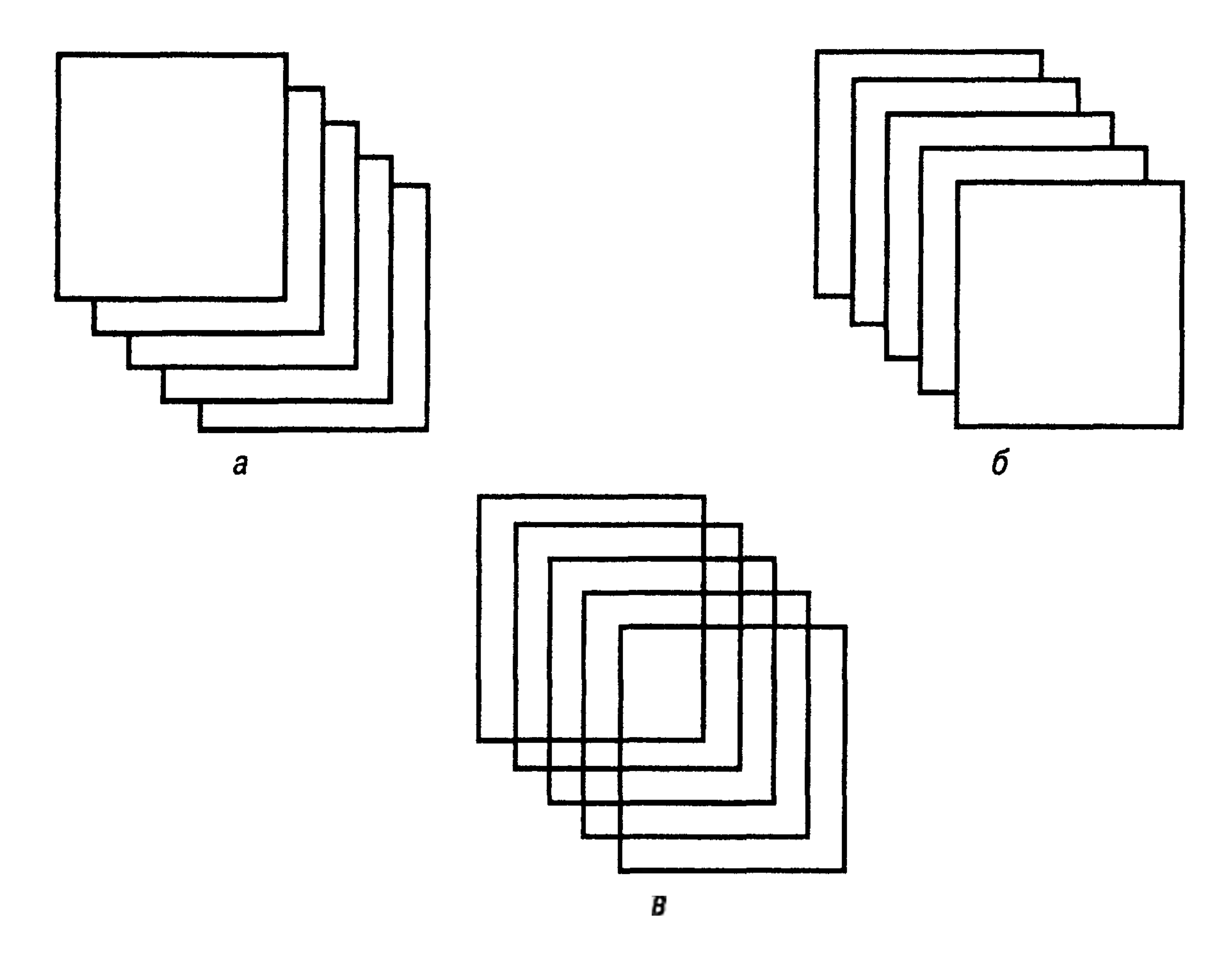


Рис. 7.33. Стимулы, создающие перцептивную установку См. текст. (*Источник*: Long, Toppino & Mondin, 1992)

рые можно толковать по-разному, зависит от контекста, созданного стимулами, предъявленными непосредственно перед ними. Следует, однако, подчеркнуть, что для создания перцептивной установки при восприятии куба Неккера важную роль играет *продолжительность* предъявления «установочного» стимула. Если продолжительность предъявления рис.7.33, *а* или *б* превышает 100 мс, вероятность появления перцептивной установки уменьшается и достигается диаметрально противоположный эффект — чаще, чем перцептивная установка, наблюдаются усталость или адаптация. В главе 10 мы вернемся к обсуждению этого вопроса.

Перцептивная установка может облегчить осмысленное восприятие в тех случаях, когда условия наблюдения далеки от оптимальных, например когда объект находится в тени, когда между ним и наблюдателем находится еще что-то или когда



Рис. 7.34. Замаскированная фигура

Рассмотрите конфигурацию, которая кажется вам бесформенной. Однако в ее деталях скрыт знакомый вам объект. Ответ дан на рис. 7.37. (*Источник*: K. M. Dallenbach. A puzzle-picture with a new principle of concealment. *American Journal of Psychology*. *64*, 1951, p. 432)

он плохо различим на фоне других предметов. Эта роль перцептивной установки важна, ибо в реальных условиях объекты зачастую предстают в нечетком и неполном виде. Перцептивный *top-down*-процесс, обеспечивающий осмысленное восприятие, при недостаточной освещенности обладает очевидной и значительной адаптивностью и способен играть доминирующую роль в восприятии конкретного объекта. Нередко ожидание, основанное на предшествующем опыте человека, знающего, что «должно здесь быть», создает условия для осмысленной интерпретациии и результативного восприятия того, что «здесь есть на самом деле». Проблема, которую ставит рис. 7.34 и решает представленный ниже рис. 7.37, показывает, какой вклад перцептивная установка вносит в осмысленное восприятие стимула, на первый взгляд кажущегося лишенным всякого смысла.

Экспериментальное подтверждение

Замаскированная фигура, обнаруженная с помощью перцептивной установки

Посмотрите на рис. 7.34, лишенный определенного смысла. Вы не видите ни одного конкретного объекта. Теперь посмотрите на рис. 7.37. Вернувшись после этого к рис. 7.34, вы увидите знакомый объект. Ничего удивительного в этом нет: стоит только понять, что это такое, как становится трудно смотреть на рис. 7.34 и не видеть этого.

Перцептивная установка, чтение и эффект Струпа

Поскольку чтение — хорошо изученный и распространенный вид деятельности, оно может быть использовано для демонстрации перцептивной установки. Прочтите две строчки на рис. 7.35.

Большинство испытуемых воспринимают верхнюю строчку как ряд чисел от 11 до 14, а нижнюю — как первые четыре буквы (латинского) алфавита. Однако обратите внимание на то, что числительное «13» и буква «В» в обеих строчках представлены одинаково. Мы склонны воспринимать неоднозначный символ в соответствии с ожиданиями, созданными контекстом.

Точно так же всякий раз, сталкиваясь с такими текстуальными символами, как слова, мы испытываем непреодолимую потребность прочесть их. Чтение кажется таким привычным, хорошо отработанным и знакомым занятием, что тяга к нему проявляется автоматически и может даже мешать другим видам деятельности. Справедливость этих слов подтверждается **эффектом Струпа**. Этот эффект, названный именем психолога Дж. Ридли Струпа, проявляется в том, что испытуемые,

11 12 13 14

A 13 C D

Рис. 7.35. Кажется, что верхняя строчка образована исключительно числами, а нижняя – буквами. Однако один символ, имеющий двойной смысл, у них общий

которых просят сказать, какого цвета данные слова, медленно справляются с заданием и допускают ошибки, если слово напечатано одним цветом, а обозначает другой, никак не связанный с первым. Как правило, тестирование проводится следующим образом: испытуемый получает список слов, обозначающих цвета, причем каждое слово напечатано краской, цвет которой отличается от цвета, обозначаемого данным словом, Например, слово «красный» напечатано синей краской (см. цветную вклейку 14).

Тестируемый должен выполнить задание как можно быстрее, называя *только* цвет краски, которой напечатано каждое из слов. Иными словами, тест Струпа требует от испытуемых *игнорирования* семантики цветных слов и внимания только к цвету красок, которыми они напечатаны. Однако в ходе выполнения этого задания проявляется сильная автоматическая перцептивная установка, или тенденция к чтению, мешающая перечислению названий цветов. Иногда испытуемые сами чувствуют результат попыток подавить эту тенденцию, и бывает даже заметно, каких усилий им стоит выполнение этого задания: они начинают говорить тише, в голосе появляется неуверенность, а порой вместо того, чтобы назвать цвет, читают слово.

Одно из объяснений эффекта Струпа заключается в том, что назвать цвета — непростое задание, ибо трудно игнорировать или подавлять процесс чтения и семантическую релевантность стимулов: присутствие слов запускает автоматическую, но ошибочную перцептивную установку на чтение. Однако *значение* слов конкурирует с правильным выполнением задания, заключающегося в том, чтобы назвать цвета красок, которыми напечатаны слова, мешая ему и создавая «конфликт ответов». (Причиной эффекта Струпа может быть не только непроизвольный, автоматический процесс чтения. См., например, Besner et al., 1997; Hunt & Ellis, 1999: Luo, 1999.)

Восходящие или нисходящие процессы?

В главе 6 мы впервые ввели и подчеркнули такое понятие, как *bottom-up*-процесс, обозначающее такой механизм распознавания, в соответствии с которым оно начинается с извлечения базовой сенсорной информации, фиксируемой рецепторами (т. е. информации о различиях в светлоте, информации об углах, контурах, ориентации). Затем эта информация интегрируется и обрабатывается зрительной системой до тех пор, пока стимул не будет распознан. Однако в этой главе при обсуждении многих проблем мы подчеркивали роль нисходящих процессов, т. е. такой организации восприятия, в которой главную роль играют контекст, предшествующий опыт и общие знания человека, перцептивная установка, ожидания и т. п.

Восприятие базируется на процессах *обоих* типов. Как правило, на наше восприятие влияют не только извлечение, интеграция и анализ информации о базовых

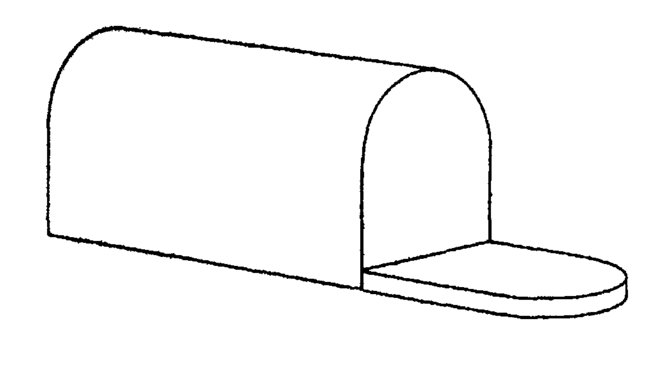


Рис. 7.36. Контекст и нисходящий процесс

Увиденный в кухне, этот предмет, скорее всего, будет принят за буханку хлеба, увиденный вблизи дома, на сельской дороге, – за почтовый ящик



Рис. 7.37. Решение проблемы, представленной на рис. 7.34
Контур головы коровы в левой части этого рисунка основан на детали рис. 7.34. Если вы увидели голову коровы на этом рисунке, вы без труда увидите ее и на рис. 7.34.
(*Источник*: J. Hochberg. Visual perception. В кн.: Stevens *Handbook of Experimental Psychology*, 2nd ed., Vol. 1; New York: John Wiley, 1988, p. 258)

признаках стимулов, но также формирующий перцептивную установку контекст и ожидания. Например, беглый осмотр кухни может подсказать, что именно изображено на рис. 7.36.

Исходя из определенного контекста — предмет находится в кухне, вы, возможно, решите, что это буханка хлеба. Однако тот же самый предмет, мельком увиденный на сельской дороге, скорее всего, будет принят вами за почтовый ящик. Контекст на основании нисходящего процесса создает условия для правильного восприятия (Palmer, 1975). Что происходит, когда мы заглядываем в стоящую на плите кастрюлю, не зная, что в ней может вариться? Чтобы понять, что варится, нужно выявить какие-то отличительные признаки ее содержимого. Можно начать с определения формы (длинное, тонкое, нитевидное), цвета (белесый), а также с других характеристик, и так до тех пор, пока мы не поймем, что в кастрюле варятся макароны. В данном случае наше восприятие основано на восходящем процессе. Следовательно, восприятие, как правило, является результатом как *top-down* - так и *bottom-up*-процесса.

Выводы

В этой главе мы продолжили обсуждение организации восприятия, начатое в главе 6, обратив основное внимание на нисходящие процессы. Мы начали с перцептивной связи между объектами, или фигурами, и фоном, называемой восприятием сочетания «фигура—фон». Мы описали некоторые явления и связи сочетания «фигура—фон», включая и специфическое влияние признания объекта фигурой на восприятие его светлоты.

Затем мы перешли к обсуждению гештальт-психологии, подчеркивающей роль неизученных организующих тенденций в восприятии связей между визуальными раздражителями. Мы изложили гештальт-факторы группирования: факторы близости, сходства, однотипной связи, «хорошего продолжения», «общей судьбы», замкнутости, а также принцип однотипной связи и закон прегнантности. Кратко изложены также и результаты современных исследований, посвященных оценке эффектов группирования.

Затем мы описали субъективные — иллюзорные — контуры и формы, возникающие вследствие особого расположения фрагментарного стимула, играющего роль фона. Было высказано предположение, согласно которому причиной возникновения субъективного контура является кажущееся перекрывание фигурой фрагментов фона. Хотя предположение о якобы имеющем место перекрывании и полезно для понимания причин возникновения кажущихся контуров многих типов, его нельзя признать исчерпывающим объяснением.

Мы обсудили также нейрофизиологическую основу организации восприятия и некоторые патологии, релевантные данной проблеме, включая оптическую агнозию и прозопагнозию.

Затем мы рассказали о той роли, которую играют в восприятии реальная и кажущаяся ориентации объектов Мы особо подчеркнули визуальную ориентацию предметов физического мира по отношению к наблюдателю.

В последнем разделе этой главы мы рассказали о перцептивной установке и о ее доминирующей роли в организации восприятия Нам свойственно стремление интерпретировать сенсорную информацию на основании собственных предчувствий, ожиданий и предшествующего опыта Мы также рассмотрели несколько примеров, иллюстрирующих перцептивную установку, включая и эффект Струпа.

Ключевые слова

Гештальтистские факторы группирования
Гештальт-психология
Закон прегнантности
Кажущееся перекрывание
Когнитивное решение
Нисходящий процесс
Однотипная связь
Оптическая агнозия
Ориентация по отношению к окружающей обстановке
Перцептивная установка
Прозопагнозия
Симметрия
Структурализм
Субъективные контуры
Фактор близости
Фактор замкнутости
Фактор «общей судьбы»
Фактор сходства
Фигура—фон
Фактор «хорошего продолжения»
Эффект Струпа

Вопросы для проверки усвоения материала

1. Что такое дифференциация фигуры и фона? Какой фундаментальный принцип организации восприятия того, что находится в поле зрения, она иллюстрирует?
2. Какие отличительные признаки стимула влияют на дифференциацию фигуры и фона? От чего зависит восприятие данного объекта в качестве фигуры или фона?
3. Каковы перцептивные различия между фигурой и фоном? Объясните, почему фигура кажется светлее фона.

4. Каким образом дифференциация фигуры и фона способствует организации восприятия и распознаванию объектов? Почему для распознавания фигуры и фона важен контур?
5. Что такое гештальт-психология? Какова суть гештальтистской идеи о фундаментальных единицах восприятия? Какова, по мнению гештальт-психологов, роль относительного характера стимулов в организации восприятия?
6. Чем гештальт-психология отличается от структурализма? Каким образом гештальт-психологи и структуралисты используют представления об элементарных ощущениях?
7. Перечислите основные гештальт-факторы группирования и приведите примеры факторов близости, сходства, хорошего продолжения и замкнутости.
8. Как можно оценить влияние гештальт-группирования на восприятие?
9. Что такое субъективные контуры? От каких особенностей стимулов зависит их образование? В какой мере образование субъективных контуров зависит от кажущегося частичного перекрывания ими фона?
10. Как представление Рока о когнитивном изобретении (выдумке) объясняет возникновение субъективных контуров?
11. Что такое «хорошая форма» с точки зрения гештальт-психологов? Каковы ее отличительные признаки? Сравните распознавание фрагментов, объединенных в единое целое и представленных порознь. В каком случае они распознаются лучше?
12. В какой мере перцептивная система компенсирует отклонения туловища и головы от вертикального положения? Чем восприятие формы предмета при его повороте на 90° вправо от находящегося в вертикальном положении наблюдателя отличается от восприятия его формы в том случае, когда предмет неподвижен, а наблюдатель поворачивает голову вправо на 90°? Обдумывая ответ на этот вопрос, вспомните идею Рока об ориентации по отношению к окружающей обстановке.
13. Что такое перцептивная установка? Какую роль в организации восприятия она отводит ожиданиям и предчувствиям? Как предшествующий опыт человека влияет на перцептивную установку?
14. Что такое эффект Струпа? Почему его можно назвать примером перцептивной установки?
15. Какие явления, описанные в этой главе, являются примерами нисходящих процессов?

ГЛАВА 8

Восприятие движения

В предыдущих главах мы говорили преимущественно о восприятии неподвижного предмета находящимся в покое наблюдателем. Однако восприятие неподвижного объекта, спроецированного на зафиксированную сетчатку находящегося в покое наблюдателя, — крайне редкое явление. Большинство организмов относительно подвижны и перемещаются в мире, наполненном разнообразными перемещающимися объектами: источниками удовлетворения их физиологических потребностей, которые нужно преследовать, либо источниками опасности — хищниками или движущимися препятствиями, — встреч с которыми следует избегать

Биологическая роль восприятия движения чрезвычайно велика. Чтобы их движения были эффективными, животные должны быть в состоянии определять, где именно, в каком направлении, а нередко — и с какой скоростью перемещаются те или иные объекты. Не вызывает сомнения, что информация о движении имеет решающее значение для выживания большинства биологических видов, и вполне вероятно, что в ходе эволюционного развития именно к формированию способности воспринимать движение окружающая среда предъявляла более жесткие требования, чем к формированию любого другого аспекта зрительного восприятия. Говоря об этом, Грегори высказывает предположение об эволюционном приоритете восприятия движения над восприятием формы (Gregory, 1977, p 93)·

В строении сетчатки человеческого глаза сохранились некоторые особенности эволюционного развития зрительной системы, начиная от глаза, способного воспринимать лишь движение, и кончая глазом, воспринимающим формы Периферия сетчатки чувствительна только к движению Вы сами можете убедиться в этом, попросив кого-нибудь помахать каким-либо предметом в области периферии вашего поля зрения таким образом, чтобы стимулировать только края сетчатки Вы увидите, что воспринимаете только движение и его направление, но не можете определить, какой предмет движется Если прекращается движение, объект становится невидимым Это очень близко к тому, что наблюдается при примитивном восприятии (этот эксперимент — максимальное приближение к примитивному восприятию, которое нам доступно). Самые удаленные от центральной ямки края сетчатки еще более примитивны: при их стимуляции движением мы вообще ничего не ощущаем, но при этом возникает рефлекс поворота глаз, благодаря которому объект оказывается в центре поля зрения, и к его идентификации подключается высокоорганизованная центральная

ямка и связанные с нею нейроны более высоких уровней зрительной системы. Следовательно, периферия сетчатки — это инструмент раннего предупреждения, вызывающий такой поворот глаз, в результате которого высокоразвитая объекторазличительная часть зрительной системы нацеливается на объект и определяет, полезен он, вреден или нейтрален.

В этой главе мы опишем механизмы и процессы, на которых основано восприятие движения. Мы рассмотрим как физиологические, так и поведенческие механизмы восприятия движения, обратив особое внимание на некоторые явления, связанные с движением, в том числе на паттерны оптического движения и биологическое движение. Мы опишем и такие аномалии восприятия движения, как кинетический эффект глубины, индуцированное движение и стереоэффект Пульфриха, а также некоторые примеры кажущегося, или иллюзорного, движения, включая стробоскопическое движение, «движущиеся картины» (кинематограф), автокинетическое движение и эффект последействия движения. Завершит главу краткое описание прогнозирования траекторий движения. Начнем же мы с описания нейронных структур, обеспечивающих восприятие движения.

Детекторы движения

С эволюционной точки зрения восприятие движения представляет собой базовый аспект зрения, имеющий принципиальное значение для выживания видов. В естественных условиях движение объекта может быть сигналом опасности, от которой нужно как можно быстрее скрыться, либо свидетельством появления пищи или особи противоположного пола. Большинство животных, в том числе и все позвоночные, обладают способностью воспринимать движение, причем в основе восприятия движения многими видами лежат сложные нейронные процессы (Groh, 2000; Treue et al., 2000; Movshon & Newsome, 1992; Rind & Simmons, 1999). Более того, установлено, что нейронные механизмы, специализирующиеся на анализе движения, формируются в очень раннем возрасте. Так, ребенок способен следить за движущимся предметом вскоре после появления на свет (Nanez, 1988).

В предыдущих главах мы уже упоминали рецепторы, чувствительные к движению. В главе 3 сказано о специфической реакции на движущийся стимул ганглиозных *М*-клеток сетчатки (Yang & Masland, 1992). Мы также описали и роль магноцеллюлярного слоя латерального коленчатого тела (ЛКТ) в обработке информации о движущемся предмете. Дополнительные доказательства существования нейронов, специализирующихся на восприятии движения, получены и при изучении коры головного мозга (затылочной доли) (Dupont et al., 1994). Как отмечалось в главе 3 при обсуждении вопроса о рецептивных полях нейронов, существуют клетки, которые реагируют не просто на движение, но на движение в определенном направлении. Более того, слой *МТ* затылочной доли коры головного мозга (или слой V5) получает нейронный импульс от реагирующих на движение клеток зрительной коры (Movshon & Newsome, 1992; Rosenzweig et al.,1999). В то время как рецептивные поля чувствительных к движению клеток зрительной коры относительно малы, избирательны и реагируют только на локальное перемещение,

многие нейроны *MT* воспринимают движение, совершаемое на бо́льших по площади участках поля зрения. Однако, как и иннервирующие их чувствительные к движению клетки зрительной коры, многие нейроны демонстрируют ярко выраженную избирательность по отношению к направлению движения. Существует точка зрения, согласно которой нейроны *MT* интегрируют информацию о различных формах движения, выступая в роли основных его детекторов. (Albright, 1992; Logethetis & Schall, 1989; Salzman & Newsome, 1994).

Хотя нейронные процессы, лежащие в основе восприятия движения человеком, и распределены по многим участкам мозга, основную роль в них играют нейроны слоя *MT*. Это подтверждается результатами клинического обследования женщины, у которой после перенесенного инсульта была повреждена зона *MT* коры головного мозга (Zihl et al., 1983). Результатом этих повреждений явилась некая форма *агнозии движения,* называемая **акинетопсией** (что в дословном переводе с греческого означает «взгляд, плохо видящий движение»). Несмотря на то что зрение пациентки сохранило все свои функции, включая остроту и бинокулярность (т. е. интерактивное использование обоих глаз), а также восприятие формы и цвета, она утратила способность воспринимать бо́льшую часть движений, совершаемых как на плоскости, так и в пространстве, и только фиксировала конечный результат движения — сам факт перемещения предметов с одного места на другое. Клинические обследования показали, что хотя больная частично и воспринимала как движение вверх-вниз, так и движение взад-вперед, ее возможности ограничивались маленьким участком поля зрения. Кроме того, она совершенно не воспринимала движений в глубину. «Ей было трудно наливать чай или кофе в чашку, потому что она не видела подъема жидкости, казавшейся ей застывшей, замороженной. Более того, она не могла вовремя остановиться, поскольку не воспринимала изменения уровня жидкости в чашке или в кастрюле» (р. 315). Больная также жаловалась на то, что ей трудно следить за беседой, поскольку она не видит мимики собеседника, и прежде всего — движений его губ. Если вместе с ней в комнате оказывалось одновременно более двух человек, ей становилось не по себе и она сразу же уходила, ибо, как она сама говорила: « Я не видела, как люди переходили с места на место. Только что они были здесь, а в следующий момент — уже там» (р. 315). Особенно неуютно пациентка чувствовала себя в толпе, среди двигающихся людей и предметов, например на улице, и по возможности старалась избегать подобных ситуаций. Она не могла переходить улицу, потому что была не в состоянии оценить скорость приближающихся машин, хотя без труда различала их: «При первом взгляде на машину мне кажется, что она очень далеко. Но стоит мне начать переходить улицу, как она оказывается рядом» (р. 315). Со временем, однако, она научилась справляться со своим недугом и компенсировать неспособность воспринимать движение. Так, она научилась оценивать приближение машин по возрастающему шуму. Невозможность воспринимать движение носила очень специфический характер и касалась только ее зрительной системы. У пациентки сохранилась способность тактильного восприятия движения (т. е. она без труда реагировала на раздражитель, перемещающийся по поверхности ее кожи) и способность реагировать на звук как признак движения (т. е. на движущийся источник звука).

Системы глаза, обеспечивающие восприятие движения

Казалось бы, что наиболее общий способ вызвать восприятия движения — последовательная стимуляция ряда соседних сетчаточных элементов. Однако таким образом нельзя вызвать восприятие всех форм движения. Движения объекта воспринимаются только в том случае, если его образ на сетчатке относительно неподвижен, т. е. тогда, когда глаза совершают следящие движения. При этом движения глаз совпадают с движением объекта, вследствие чего ретинальное изображение более или менее неподвижно. По мнению Грегори, существуют две взаимосвязанные системы восприятия движения: «изображение—сетчатка» и «глаз—голова» (рис. 8.1).

Система, обеспечивающая восприятие движения «изображение—сетчатка»

Для системы «изображение—сетчатка» эффективный способ вызывать восприятие движения — последовательная стимуляция примыкающих друг к другу сетчаточных рецепторов. Если глаз относительно неподвижен, как, например, во время фиксации взгляда, по сетчатке «пробегает» ряд изображений, вызванных движу-

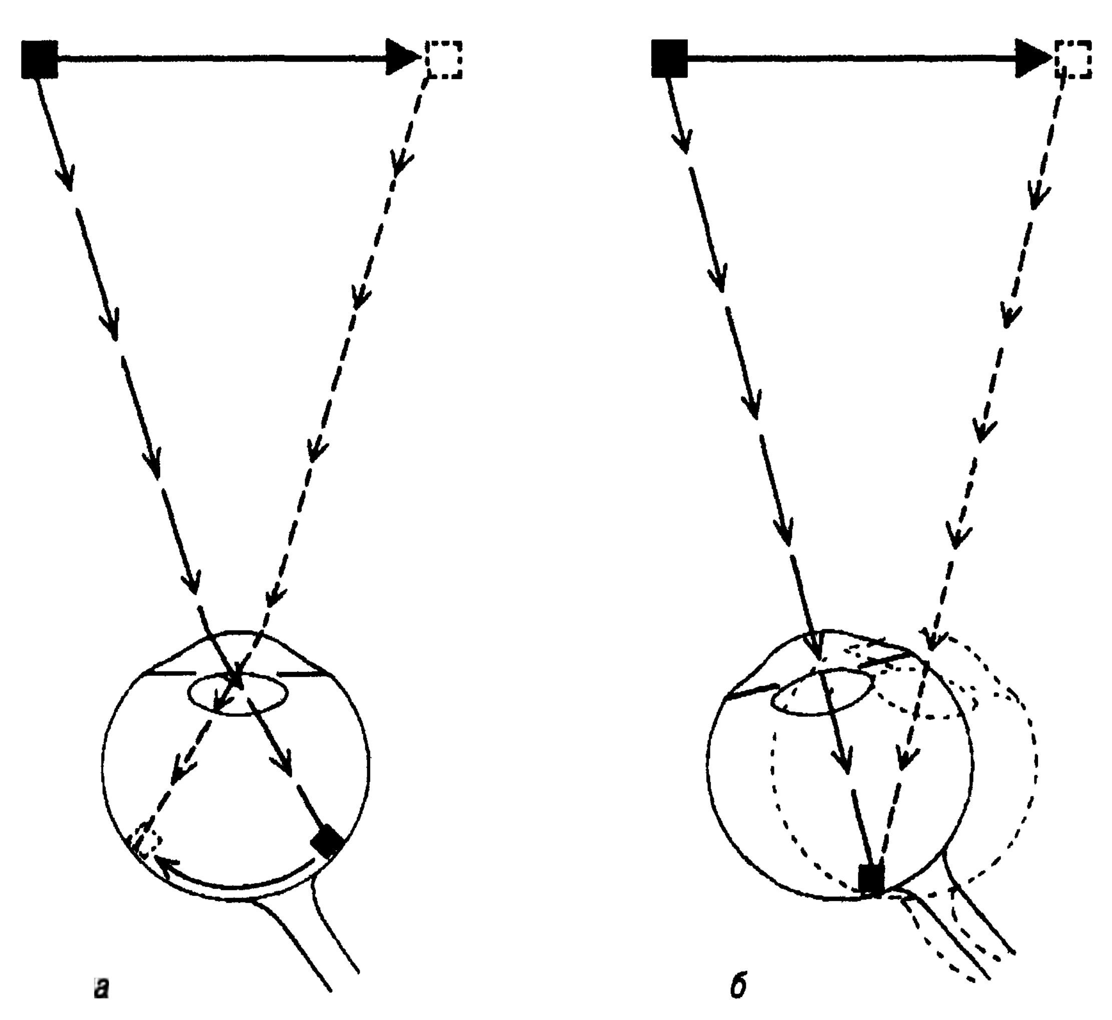


Рис. 8.1. Системы глаза, обеспечивающие восприятие движения

а – система восприятия движения «изображение–сетчатка». Образ движущегося объекта пробегает по сетчатке, сообщая информацию о движении неподвижному глазу. *б* – система восприятия движения «глаз–голова». За перемещающимся объектом наблюдает глаз, совершающий следящие движения, вследствие чего образ на сетчатке относительно неподвижен, однако это не мешает восприятию движения объекта. Изображения, перемещающиеся по сетчатке, воспринимаются как стационарные фоновые стимулы, а изображения, остающиеся неподвижными во время движения глаз, – как движущиеся объекты. (*Источник*: Gregory, 1973)

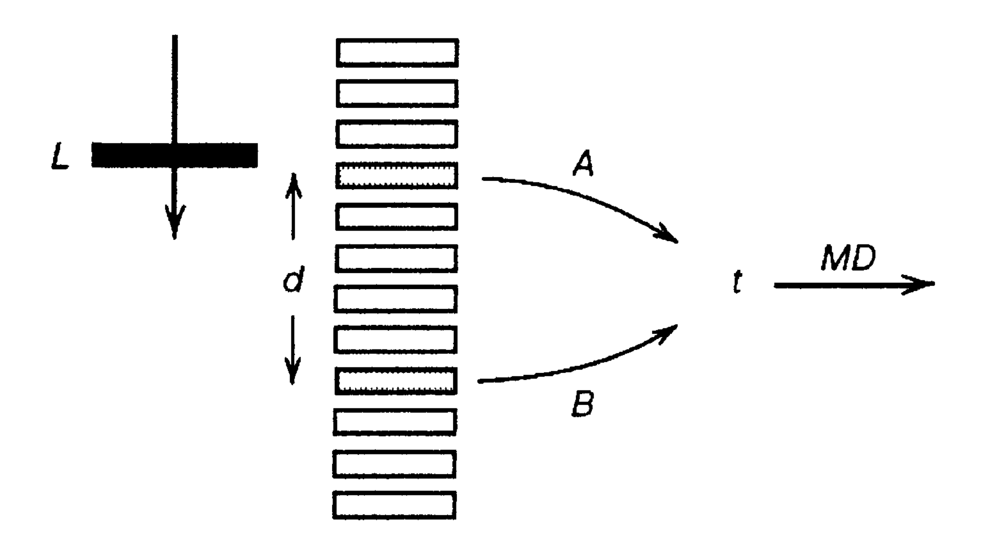


Рис. 8.2. Нейронная модель детектора движения

Два сетчаточных рецептора *A* и *B*, расположенные на расстоянии *d* друг от друга, связаны с детектором движения *MD*. Детектор движения реагирует в том случае, если свет *L* сначала воздействует на рецептор *A*, а затем сразу же или через какой-то определенный промежуток времени *t* – на рецептор *B*. (*Источник*: J. F. Schouten. Subjective stroboscopy and a model of visual movement detectors. В кн.: W. Wathen-Dunn (Ed.). *Modes for the perception of visual form*. Cambridge, Mass.: MIT Press, 1967)

щимся стимулом. Регистрируемое таким образом движение — результат последовательной активности рецепторов сетчатки, через которые «пробегает» образ предмета. Подобная система детектирования движения хорошо согласуется с мозаикой омматидиев, характерной для сложного глаза членистоногих (см. рис. 3.4 в главе 3). Нейронная модель детектора движения, соответствующая системе восприятия движений «изображение–сетчатка», представлена на рис. 8.2.

Система, обеспечивающая восприятие движения «глаз—голова»

Когда мы следим глазами за движущимся объектом (как правило, наши глаза совершают при этом следящие движения), изображение объекта на определенном участке сетчатки (или центральной ямки) остается более или менее неподвижным. В этом случае движение глаз компенсирует движение объекта, но это не мешает нам воспринимать его. Если объект, за которым ведется наблюдение, передвигается на фоне неподвижной текстурированной поверхности, например если речь идет о наблюдении за катящимся по полу мячом, изображение объекта на сетчатке остается неподвижным, а изображение текстурированной поверхности будет скользить («пробегать») по ней. Однако для восприятия движения объекта восприятие стимуляции поверхностью не обязательно. Например, движение светящейся точки в темной комнате дает достаточно информации для восприятия движения, хотя в то время, когда мы следим за ней, нет никакой стимуляции сетчатки фоном.

Сейчас вполне уместно задать следующий вопрос: каким образом объект может быть воспринят как находящийся в движении, если его изображение на сетчатке более или менее неподвижно? Чтобы ответить на этот вопрос, нужно хотя бы вкратце рассказать о том, как зрительная система управляет движениями глаз. Когда глаза следят за движущимся объектом, мозг посылает им нейронные сигналы, называемые **эфферентными сигналами**, благодаря которым глаза в глазницах двигаются именно так, как надо в данный момент. Эти нейронные сигналы — команды глазным мышцам — поступают непосредственно как ответ на движение объекта

и только тогда, когда глаза совершают *произвольные* движения. (В данном контексте *активными*, или *произвольными*, называются не только сравнительно редкие, непосредственно контролируемые и осознанные движения глаз, которые мы совершаем, например, если сознательно переводим взгляд справа налево. Этим термином мы также обозначаем и те обычные движения глаз, и прежде всего следящие движения, которые были описаны в главе 4, т. е. те движения, которые совершаются автоматически и бессознательно и регистрируются зрительной системой, когда мы читаем, следим за движущимся объектом или просто смотрим по сторонам.) Ниже мы обсудим роль этих активных, произвольных, эфферентных сигналов в восприятии движения.

Теория упреждения сигнала. Одним из наиболее распространенных зрительных событий является сканирование окружающей обстановки и восприятие ее как стационарной. Например, читая текст на этой странице и переводя взгляд слева направо и сверху вниз, вы стимулируете этим свои сетчатки, однако и страница, и текст остаются неподвижными. Каким бы простым и обыденным ни казалось это явление, оно тоже заставляет нас обратиться все к тому же принципиальному вопросу: почему, несмотря на движения глаз, то, что находится в поле нашего зрения, остается неподвижным? Когда наши глаза совершают активные движения, пусть даже и незначительные, по сетчатке проносится поток образов окружающих нас предметов, при этом стимулируется ряд рецепторов сетчатки, и в соответствии с тем, что было сказано о системе восприятия движения «изображение—сетчатка», мы должны были бы воспринимать движение. Однако этого не происходит. Для объяснения этого явления в рамках **теории упреждения сигнала** была высказана мысль о наличии гипотетического нейронного механизма, который учитывает командные сигналы, автоматически приводящие глаза в движение, и сравнивает их с результирующими изменениями изображения на сетчатке, вызванными движениями глаз. Так, когда глаза совершают активные движения, эфферентные двигательные сигналы, посылаемые мозгом глазным мышцам и приводящие глаза в движение, нейтрализуются, отменяются или подавляются (компенсируются) результирующим потоком образов, вызываемых этими самопроизвольными движениями глаз.

Более конкретно суть теории упреждения сигнала может быть изложена следующим образом: когда мозг посылает глазным мышцам моторную команду, он одновременно посылает в гипотетический **центральный блок сравнения сигналов** и связанный с этой командой **упреждающий сигнал** (также называемый **утечкой сигнала**) (рис. 8.3).

Полагают, что функции центрального блока сравнения сигналов, хотя бы частично, исполняет *мозжечок*, сложная подкорковая структура, играющая принципиальную роль в поддержании равновесия тела и координации движений (Blakemore et al., 1998; Middleton & Stricr, 1998; Miles & Fuller, 1975). Следовательно, сигналы, приводящие в движение глаза, регистрируются сетчаткой. Эта вводная информация о движении, или **афферентные сигналы**, зарегистрированные сетчаткой, поступают в центральный блок сравнения сигналов, где сравниваются с упреждающими сигналами, пришедшими в центральный блок сравнения из мозга (Matin, 1986).

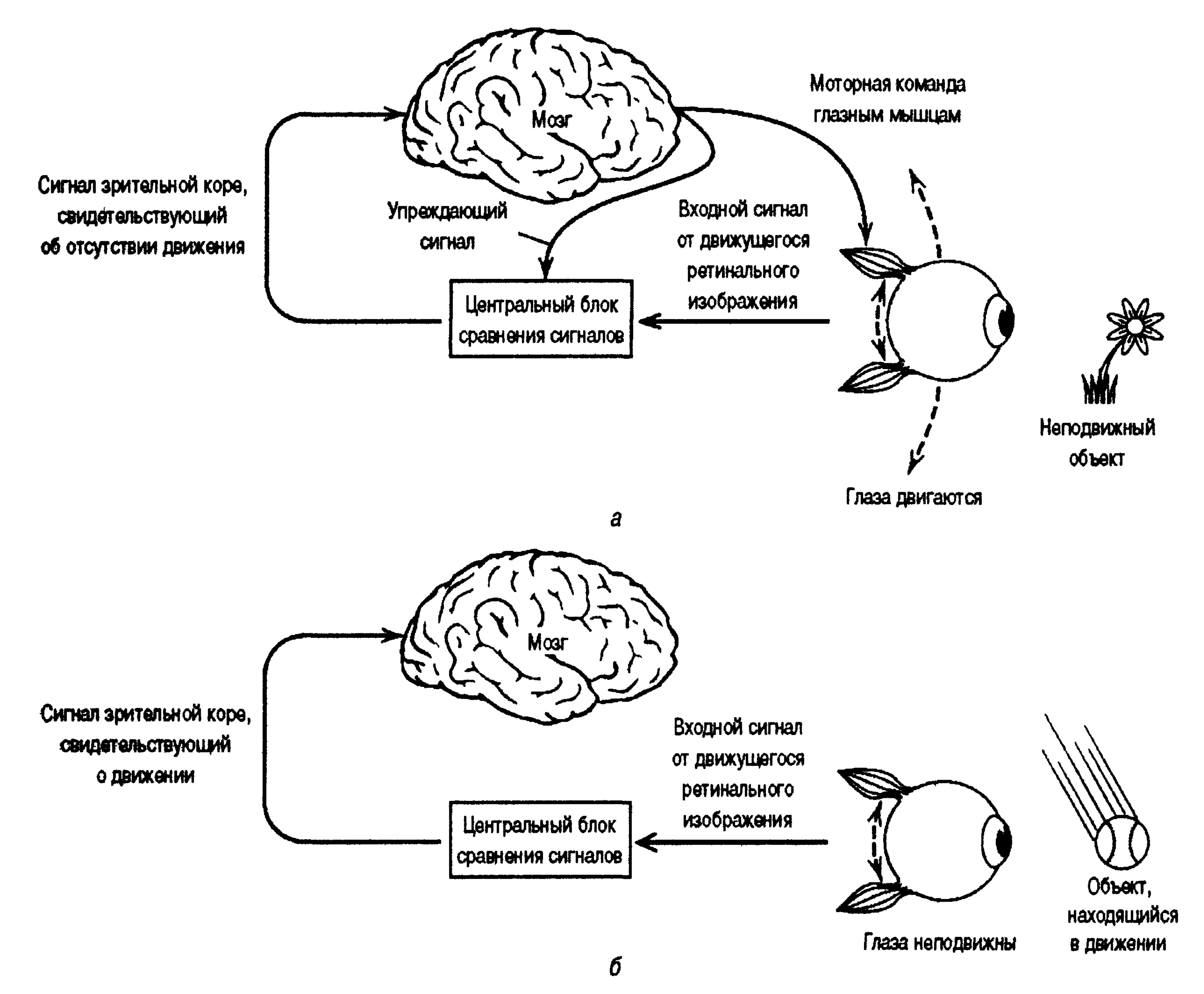


Рис. 8.3. Схематическое изображение центрального блока сравнения сигналов и упреждающий сигнал для двух условий

а – окружающие предметы неподвижны, и имели место произвольные движения глаз. Когда мозг посылает глазам команду двигаться, он одновременно посылает центральному блоку сравнения сигналов упреждающий сигнал. Произвольные движения глаз вызывают движение соответствующего сетчаточного изображения, что тоже создает сигнал, поступающий в центральный блок сравнения сигналов. Происходит сравнение упреждающего и входного сигналов, создаваемых движением сетчаточного образа. Если они оба свидетельствуют о движении, как показано на *а*, они взаимно уничтожаются и никакого восприятия движения нет (см. табл. 8.1, п. 2). *б* – глаза неподвижны, а объект перемещается. Как и при условиях, описанных в *а*, сигнал от движущегося ретинального изображения поступает в центральный блок сравнения сигналов. Однако поскольку произвольные движения глаз отсутствуют, в центральный блок сравнения не поступает упреждающий сигнал и сигнал к движению сетчаточного образа *не отменяется*, как это было при условиях, описанных в *а*. Результатом является восприятие движения (см. табл. 8.1, п. 1)

На рис. 8.3 схематически представлена роль центрального блока сравнения в двух ситуациях: 1) когда глаза совершают произвольные движения, а объект наблюдения неподвижен и 2) когда глаза неподвижны, а объект наблюдения перемещается. Если входящие сигналы согласуются с упреждающим сигналом или соответствуют ему (т. е. если оба сигнала указывают на присутствие движения, как показано на рис. 8. 3, *а*), движения глаз вызывают перцептивную *отмену*, или подавление, перемещения сетчаточного образа. Вследствие этого окружающая обста-

новка и воспринимается как стационарная, несмотря на изменения в ретинальном изображении, вызванные его перемещением. Следовательно, если изменения в сетчаточном образе произвольны, т. е. являются *исключительно* результатом активных движений глаз, а не результатом движения объекта или всего того, что находится в поле зрения, последующий сетчаточный входящий сигнал соответствует упреждающему сигналу и зрительная система компенсирует (подавляет) или отменяет эти изменения. Перцептивным результатом такой ситуации является восприятие визуального объекта как *неподвижного*. Подобные изменения в сетчатке происходят и при беглом осмотре объектов, находящихся в поле зрения (сканировании) неподвижных предметов, находящихся в поле зрения.

Напротив, если движение образа на сетчатке, отражением которого является сигнал, входящий в центральный блок сравнения, не соответствует упреждающему сигналу, движение *воспринимается*. Следовательно, когда глаза неподвижны и перемещаются только объекты, находящиеся в поле зрения (рис. 8.3, *б*), упреждающий сигнал, способный отменить результирующее движение, отраженное во входном сигнале, не возникает и движение воспринимается. Это типичные условия функционирования нашего зрения, в которых «работает» система восприятия движения «изображение–сетчатка». Следовательно, благодаря стимуляции системы восприятия движения «изображение–сетчатка», наша зрительная система способна отличить движение ретинального изображения, вызванное одними лишь активными, произвольными движениями глаз, от его движения, причиной которого является реальное перемещение различных объектов.

Теперь мы готовы обсудить тот самый вопрос, с которого начали, а именно способность воспринимать движение объекта при слежении за ним даже тогда, когда его ретинальное изображение остается неподвижным. В данном случае произвольные следящие движения глаз создают упреждающие сигналы, не соответствующие входным афферентным сигналам. Вместо того чтобы генерировать входные сигналы, свидетельствующие о перемещении сетчаточного образа, образ физически перемещающегося объекта стабилизируется на сетчатке. Поскольку стимуляция сетчатки не отменяется и не компенсируется упреждающими сигналами, объект воспринимается как движущийся. Следовательно, когда мы следим за перемещающимся объектом, его образ остается зафиксированным на сетчатке: упреждающий сигнал *не вызывает* его перцептивной отмены. Именно поэтому мы и воспринимаем движение. С другой стороны, входные сигналы, являющиеся следствием стимуляции сетчатки фоном объекта, отменяются и фон воспринимается как неподвижный (рис. 8.3, *а*). Короче говоря, когда глаза совершают активные следящие движения, поле зрения неподвижного фона объекта стабильно, и воспринимается только перемещение физически движущихся объектов.

Из этого анализа системы восприятия движения «глаз–голова» следует, что когда движения глаз *непроизвольны* — а это значит, что отсутствуют упреждающие сигналы, — стимуляция сетчатки перемещающимися по ней изображениями не может быть компенсирована и движение объектов или всего того, что находится в поле зрения, будет восприниматься. Это подтверждается и наблюдением, которое приписывается Герману фон Гельмгольцу и суть которого заключается в том, что когда глазное яблоко приводится в движение искусственно, *пассивно*, т. е. когда

стимулируется *только* система восприятия движения «изображение–сетчатка», создается превратное впечатление, что все, попадающее в поле зрения, находится в движении.

Экспериментальное подтверждение

Пассивное движение глазного яблока

Вы и сами без труда можете убедиться в этом. Закройте один глаз и осторожно проведите пальцем по нижнему веку открытого глаза справа налево или сверху вниз. Вам покажется, что все, что вы видите, перемещается в направлении, противоположном направлению движения глаза. Когда вы прикасаетесь к глазному яблоку, глаз начинает двигаться, что, в свою очередь, вызывает перемещение по сетчатке образа воспринимаемого вами стимула. Однако поскольку движение глаза – *пассивное* движение (т. е. оно вызвано не командой мозга глазным мышцам, а вашим пальцем), оно стимулирует только систему восприятия движения «изображение–сетчатка». Вследствие этого не возникает никакого упреждающего сигнала, способного отменить перемещение изображения по сетчатке, и вы воспринимаете сцену в движении. Эту же мысль можно выразить и по-другому: поскольку отсутствуют какие-либо доказательства того, что перемещение образа по сетчатке является результатом движений глаза, мозг решает, что оно вызвано перемещением самих визуальных объектов. В результате вам кажется, что они перемещаются, ибо глаз совершает пассивные движения и отсутствуют как произвольные импульсы, активно направляющие движения глаз, так и сопровождающие их упреждающие сигналы (Bridgeman & Delgardo, 1984). Вывод, который может быть сделан из вышесказанного, заключается в следующем: при наблюдении за стационарными объектами пассивные движения глазного яблока стимулируют систему восприятия движения «изображение–сетчатка» *без* соответствующих упреждающих сигналов, в результате чего и создается впечатление движения.

Дополнительные доказательства роли упреждающих сигналов в восприятии движения получены выдающимся физиком Эрнстом Махом, который провел эксперимент, противоположный эксперименту Гельмгольца (Gregory, 1973). Он не пользовался приемами, искусственно вызывающими движения глаз, а напротив, фиксировал их мастикой так, чтобы они не могли двигаться. Когда же он все-таки попробовал привести их в движение, оказалось, что визуальная сцена движется в том же направлении, в котором пытались двигаться глаза. В условиях этого эксперимента *возникали* и самопроизвольные сигналы-команды глазным мышцам, и упреждающие сигналы, но поскольку глаза были зафиксированы, они не сопровождались никакими афферентными сигналами (т. е. движением изображения по сетчатке). Иными словами, одни лишь упреждающие сигналы без сравнимых с ними афферентных сигналов движения создают такое впечатление, что поле зрения перемещается в том же направлении, в каком пытаются, но не могут двигаться глаза. (Результаты более поздних экспериментальных исследований роли самопроизвольных движений глаз и упреждающих сигналов в восприятии движения при иммобилизации глаз описаны в Stevens et al., 1976; Matin et al., 1982.)

И последнее. Поразительные результаты получены в ходе клинического обследования человека, у которого при активных движениях глаз не возникали упреждающие сигналы (Haarmeler et al., 1997). Нейрологическое обследование с привлечением МРТ выявило патологию того участка первичной зрительной коры, кото-

рый, должно быть, имеет критически важное значение для обработки информации о движении, сообщаемой активными движениями глаз. Без упреждающих сигналов пациент не мог компенсировать самопроизвольные движения глаз, и поэтому каждый раз, когда он смотрел на неподвижные предметы, ему казалось, что они двигаются со скоростью, соответствующей скорости движения его глаз.

В табл. 8.1 обобщены некоторые описанные выше результаты влияния движения объекта и изображения на сетчатке для случаев, когда присутствуют и отсутствуют самопроизвольные движения глаз (и упреждающие сигналы).

Таблица 8.1

Влияние движения объекта, изменений сетчаточного изображения и произвольных движений глаз на восприятие движения

Система восприятия движения	Типичная активность	Активность объекта (или окружающей обстановки)	Образ на сетчатке	Произвольные движения глаз и упреждающие сигналы	Восприятие
«Изображение—сетчатка»	Фиксация	Движение	Изменяется	Нет	Движение
«Глаз—голова»	Сканирование	Неподвижен	Изменяется	Да	Отсутствие движения
«Глаз—голова»	Слежение	Движение	Не изменяется	Да	Движение

Рассмотрим первую ситуацию, при которой активна только система «изображение—сетчатка». Объект перемещается в поле зрения, его образ на сетчатке изменяется, но глаза неподвижны. Упреждающих сигналов, способных отменить (компенсировать) изменения, происходящие на сетчатке, нет, и движение воспринимается. Подобное возможно в том случае, когда ваш взгляд зафиксирован на неподвижном объекте, а в поле вашего зрения возникает другой, движущийся объект. Во второй ситуации активна система «глаз—голова». Глаза сканируют неподвижную сцену, вызывая изменения сетчаточного образа. Однако, поскольку движения глаз самопроизвольны, результирующие упреждающие сигналы отменяют в центральном блоке сравнения сигналов сигналы об изменениях, происходящих на сетчатке, и движение не воспринимается. Именно это и происходит, когда вы просто смотрите на неподвижные предметы вокруг себя. Третья ситуация тоже описывает активную систему «глаз—голова». Объект перемещается на фоне другого, неподвижного объекта, а глаза наблюдателя совершают следящие движения. Изображение объекта на сетчатке зафиксировано. В результате, поскольку движения глаз самопроизвольны, упреждающие сигналы отменяют изменения в ретинальном изображении, вызванные стимуляцией фоном, который поэтому и воспринимается как неподвижный. Однако поскольку эти сигналы не компенсируют сигналов от неподвижного ретинального изображения объекта, за которым следят глаза, последний и воспринимается как движущийся. Подобное происходит тогда, когда ваши глаза следят за перемещающимся объектом.

Когда мы поворачиваем голову, шею или поворачиваемся всем корпусом и эти движения совершаются независимо от движений глаз, нам не кажется, что вокруг

много двигающихся объектов. Общий механизм, лежащий в основе системы восприятия движения «глаз—голова», не просто следит за движениями глаз, но и управляет общей ориентацией индивидуума (Blakemore et al., 1999). А это значит, что центральная нервная система таким образом учитывает взаимодействие визуальной информации и информации о положении тела в пространстве, что, совершая активные движения, мы, несмотря на вызванные ими изменения сетчаточного изображения, *преимущественно* воспринимаем окружающий мир как относительно стабильный. Так, произвольные, активные сигналы-команды, которые мы подаем глазодвигательным мышцам, когда ходим, бежим трусцой, бегаем, прыгаем, просто встаем со стула или поднимаемся по лестнице, объединяются с результирующими изображениями через сетчатку и отменяются вместе с этим движением. Следовательно, благодаря упреждающим сигналам, генерируемым во время наших активных движений, мы обычно воспринимаем окружающий нас мир как относительно стабильный. Функциональное преимущество подобного механизма, обеспечивающего осмысленное взаимодействие динамичного организма с динамичной средой, очевидно.

Оптическая стимуляция как источник восприятия движения

В окружающем нас мире предметы перемещаются по-разному, в разных направлениях и с разными скоростями. В довершении к этому, по мере того как перемещается сам наблюдатель, постоянно изменяется и местоположение точки, с которой он видит то, что его окружает. Все эти динамичные события вызывают соответствующие изменения освещенности ретинального изображения. Следовательно, восприятие движения вычленяется из сложного паттерна изменяющихся стимуляций, отраженного в сетчаточном образе. О некоторых наиболее информативных ситуациях, создаваемых этими переменами, будет рассказано ниже.

Паттерны оптического потока

Когда индивидуум перемещается в окружающем его мире, изображение на сетчатке изменяется в соответствии с физическими характеристиками движения. Иными словами, по мере того как наблюдатель перемещается, непрерывно изменяется оптическая проекция большинства поверхностей (т. е. полов, стен, потолков, дорог и полей). Паттерн изменений, создаваемый движением наблюдателя, называется **паттерном оптического потока**.

Как следует из рис. 8.4, когда наблюдатель приближается к поверхности, расположенной прямо перед ним, сфокусировав взгляд на точке *F*, ему начинает казаться, что контуры радиально расступаются, расходятся от фокальной точки, отступая все дальше и дальше на край поля зрения, создавая радиальный паттерн оптического потока. Фокальная точка паттерна потока, созданного движением наблюдателя к ней, называется *фокусом экспансии* и соответствует направлению движения наблюдателя.

Векторы на рисунке обозначают изменение оптических паттернов конфигурации, создаваемое продвижением наблюдателя вперед в трехмерном пространстве.

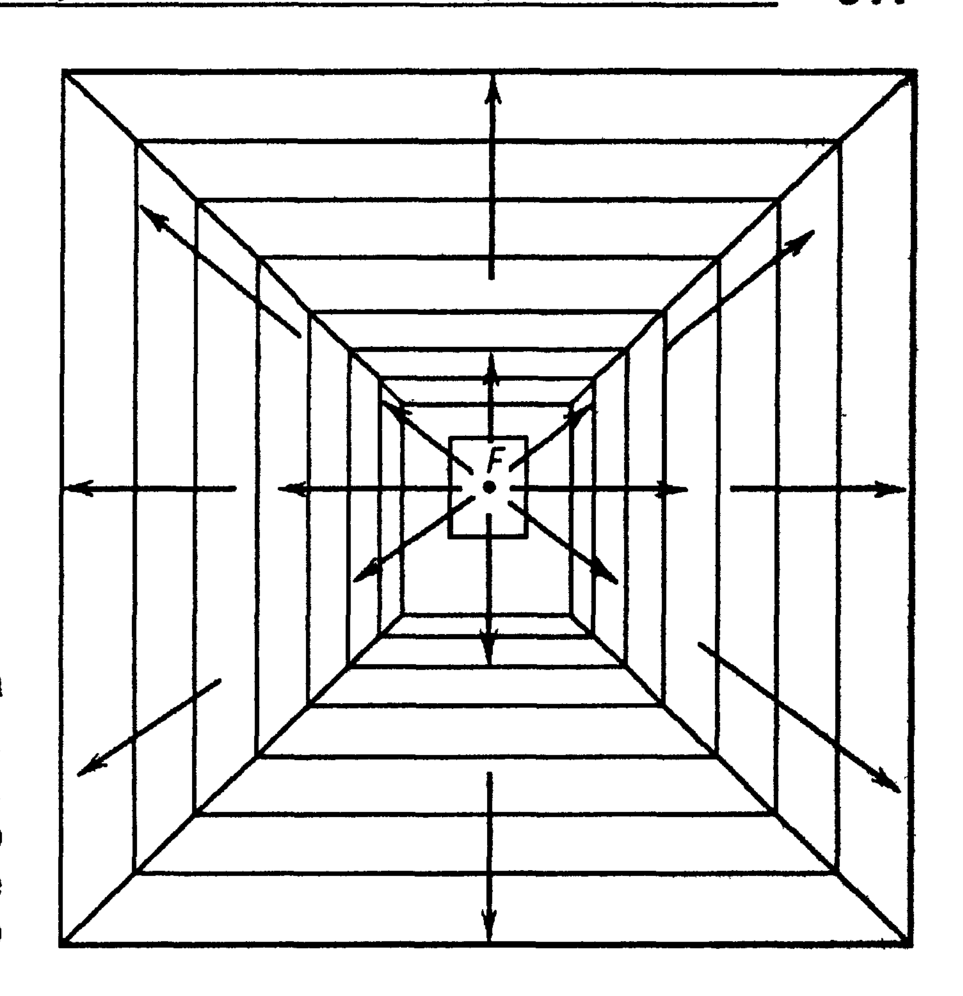


Рис. 8.4. Паттерн оптического потока
По мере приближения наблюдателя, сфокусировавшего свой взгляд на точке *F*, к поверхности, расположенной непосредственно перед ним, ему начинает казаться, что все элементы фигуры «текут» мимо него

Поскольку паттерн оптического потока создается движением наблюдателя, он является надежным источником информации о *направлении* этого движения (Warren & Hannon, 1988, 1990; Warren, Morris & Kalish, 1988; Kim et al., 1996). Все мы постоянно сталкиваемся с паттернами оптического потока. Они возникают всякий раз, когда мы едем в машине, или бежим трусцой по дороге, или идем по коридору какого-либо здания, глядя прямо перед собой. Нетрудно смоделировать любой сложный паттерн оптического потока, создающий впечатление движения в определенном направлении. Именно манипулирование паттернами оптического потока при помощи сложных световых дисплеев и создает поразительные эффекты движения в большинстве видеоигр.

Сетчаточная экспансия и скорость движения

Информация о характере изменений в сетчатке тоже помогает наблюдателю оценивать относительную скорость их движения. При движении к стационарной поверхности (например, при движении к точке *F* на рис. 8.4) сетчаточный образ увеличивается. Источник информации о движении, образующийся в результате этого, называется **сетчаточной экспансией**. По мере приближения наблюдателя к стационарной поверхности скорость сетчаточной экспансии (т. е. степень увеличения сетчаточного образа стационарной поверхности) непосредственно отражает скорость его приближения. Быстрое увеличение образа поверхности на сетчатке наблюдателя, приближающегося к стационарной поверхности, может быть потенциальным сигналом, предупреждающим о возможности *столкновения* с ней. Аналогичным образом можно представить себе и противоположную ситуацию, при которой поверхности или предметы приближаются к неподвижному наблюдателю. Объект на поверхности, расположенной перед наблюдателем на близком или дальнем расстоянии, будет восприниматься как приближающийся с некоторой скоростью, если его ретинальное изображение начнет увеличиваться. Следовательно, увеличение

изображения на сетчатке неподвижного наблюдателя воспринимается последним как движение в его сторону, и скорость увеличения изображения отражает скорость движения объекта (Schiff, 1965). Это перцептивное явление, называемое *луминг,* будет подробно описано в главе 11.

Изменения величины образа объекта на сетчатке могут также свидетельствовать о таком редком, а потому маловероятном явлении, как изменение величины стационарного объекта. Когда непосредственных пространственных признаков для восприятия движения недостаточно, увеличение изображения объекта на сетчатке может явиться результатом одного из двух независимых друг от друга событий: 1) объект неподвижен по отношению к наблюдателю, но он увеличивается в размере или 2) объект действительно приближается к наблюдателю с некоторой постоянной скоростью. Если у неподвижного наблюдателя нет никакой другой зрительной информации, постепенное увеличение сетчаточного образа, например круглого предмета, может означать, что стационарный шар постепенно раздувается, но это также может означать и то, что шар, габариты которого не изменяются, постепенно приближается к наблюдателю. В ситуации, не дающей достаточных оснований для ее однозначного толкования, изменения габаритов объекта могут явиться как признаком его физического увеличения, так и сигналом его движения. Однако известен функциональный, адаптивный подход к возможным перцептивным последствиям таких ситуаций, и он заключается в следующем: «В тех случаях, когда нет однозначной информации об изменении формы объекта, зрительная система (возможно, с помощью некоего косвенного нейронного механизма) реагирует так, словно изменение габаритов является следствием приближения объекта к наблюдателю. Подобное решение можно назвать лучшим выходом из положения. У любого животного (включая и человека) было бы мало шансов выжить, имей он зрительную систему, склонную лениво размышлять над тем, что делает хищник — быстро приближается к нему или быстро раздувается!» (Regan et al., 1979, p. 142).

Пороги восприятия движения

Насколько эффективно мы обнаруживаем движение? С одной стороны, объекты могут с такой скоростью проноситься по полю зрения, что в лучшем случае мы замечаем лишь размытое пятно. Но, с другой стороны, есть и такие объекты и события, скорость движения которых настолько мала, что мы едва замечаем его. Змея может очень медленно подкрадываться к своей жертве, но поражает ее с такой быстротой, что человек вообще может не увидеть никакого движения. Обратившись к более знакомым примерам, можно сказать, что мы не замечаем движения часовой стрелки часов и с трудом замечаем движение минутной стрелки, а вращающиеся лопасти мощного электрического вентилятора практически неразличимы.

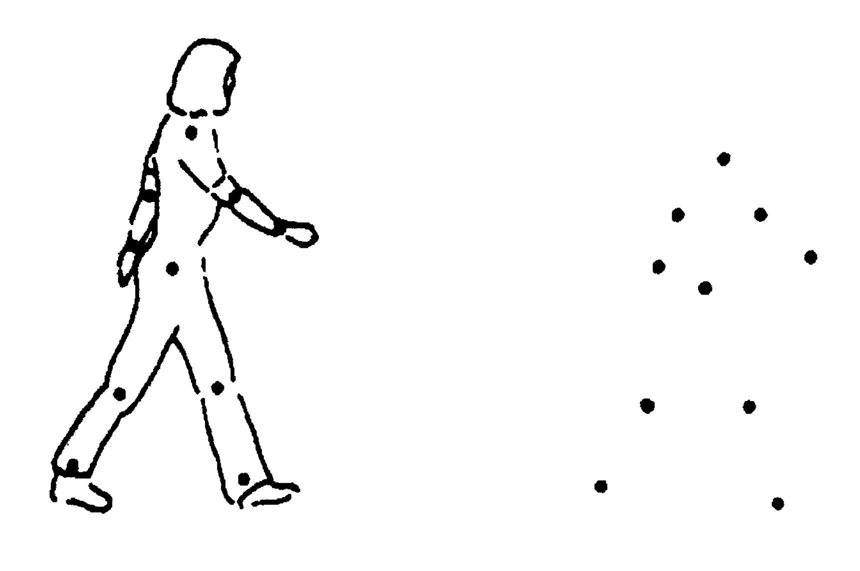
Пороговые значения для восприятия движения — минимальная скорость, которая может быть обнаружена, — зависят от многих физических и психофизиологических факторов, а не только от скорости движения как таковой. Порог восприятия движения зависит от таких факторов, как величина объекта и компоненты пространственной частоты, расстояние от движущегося объекта и его фон (например, однородный он или текстурированный), уровень освещенности, стимулируемый участок сетчатки и степень адаптации глаз (Gegenfurtner et al., 1999). Так,

лучше всего движение обнаруживается (т. е. пороговые значения самые низкие) в тех случаях, когда хорошо освещенные стимулы, образы которых проецируются на центральную ямку, перемещаются на фоне неподвижных предметов. Рассмотрим следующие конкретные пороговые условия. Когда стимулируется центральная ямка, хорошо освещенный стимул величиной 0,8 см^2, находящийся на расстоянии, равном 2 м, обнаруживается при условии, что скорость его движения равна примерно 0,2 см/с (Brown. 1931; Spigel, 1965). Для сравнения: когда стимул, находящийся на расстоянии 2 м от наблюдателя, двигается со скоростью, превышающей 150 см/с, он воспринимается скорее как размытое пятно, нежели как движущийся стимул. Оставив в стороне конкретные данные, можно сказать, что существуют как нижний предел порога — минимальная обнаруживаемая скорость, ниже которой движение не воспринимается (Bonnett, 1982), так и верхний предел порога — максимальная обнаруживаемая скорость, выше которой движение также не обнаруживается (Burr & Ross, 1982). Анализ и обобщение информации об определении порога восприятия движения представлены в Mack, 1986. Иными словами, объекты, которые перемещаются *либо* слишком медленно, *либо* слишком быстро, не воспринимаются как движущиеся.

Биологическое движение

Будучи бдительными людьми, мы, как правило, следим за перемещениями других людей. Наблюдение за этими перемещениями дает богатую информацию о том, как индивидуумы взаимодействуют с окружающим миром. Мы быстро понимаем, бежит человек или идет, прыгает или танцует, делает зарядку или поднимается по стремянке. Более того, мы даже можем заметить незначительные отклонения от общепринятых норм. Мы без труда замечаем, что кто-то прихрамывает и что пожилые люди сутулятся и ходят медленно; мы не только нередко узнаем людей по характерным для них позам, походке и жестикуляции, но даже копируем их.

С эволюционной точки зрения способность быстро идентифицировать разные виды моторной активности находящихся в движении людей и других животных вполне оправданна. Чтобы приспособиться к среде обитания, необходимо быстро распознавать различные формы движения, причем нередко это распознавание происходит при такой освещенности, когда не только непросто идентифицировать личность, но и определить, к какому виду относится передвигающийся организм. Так что нет ничего удивительного в том, что в ходе эволюции у нас выработался механизм извлечения точной информации о биологической, моторной активности, основанный исключительно на особенностях движения. Сложный характер движений, определяющий восприятие этих «гештальтподобных» актов «одушевленного» движения, образован из комбинаций движений, напоминающих движения маятника, причем эти движения специфичны для каждого типа активности. (Вспомните фактор «общей судьбы» — один из гештальтистских факторов группирования, описанных в главе 7.) Паттерны движения одушевленных объектов, названные шведским ученым, специалистом в области нейрофизиологии и психологии Гуннаром Йохансcоном **биологическим движением**, привлекли к себе большое внимание исследователей (Johansson, 1973, 1975).



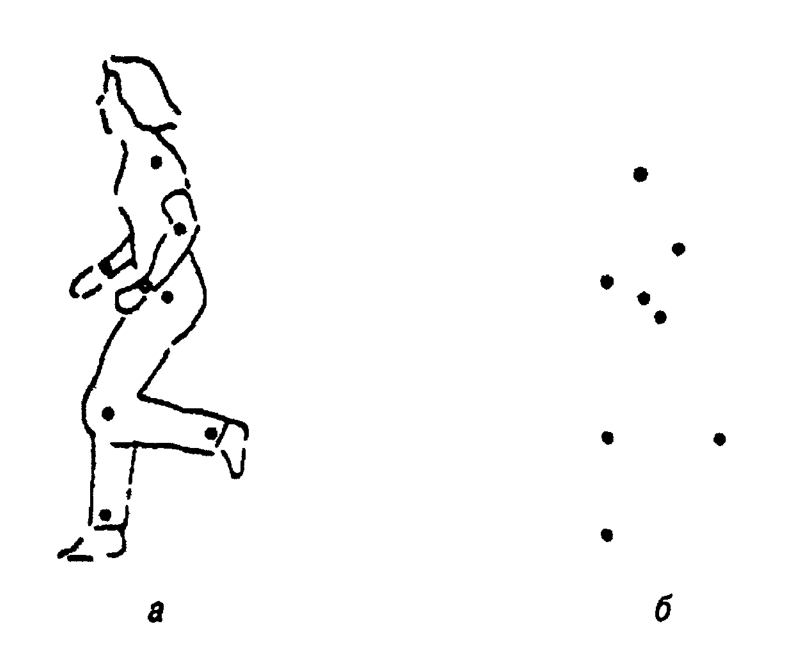


Рис. 8.5 Силуэты идущего и бегущего человека (*а*) и соответствующее этим движениям взаимное расположение светящихся точек (*б*)

Наблюдавшие за светящимися точками участники эксперимента буквально по первым двум шагам актера определяли, идет он (конфигурация точек, представленная вверху) или бежит (конфигурация точек, представленная внизу). (*Источник:* G Johansson Visual Perception of biological motion and a model for its analysis. *Perception & Psychophysics*, 14, 1973, p 202)

Йоханссон разработал элегантный метод, который позволил ему выделять и непосредственно изучать визуальную информацию, необходимую для восприятия чистого биологического движения без какого бы то ни было влияния таких не связанных непосредственно с движением признаков, как форма движущегося объекта и объекты, на фоне которых это движение совершается. В одном из его экспериментов движения актера записывались на видеопленку, однако это происходило в полной темноте и были видны только 10 светящихся точек, обозначавших основные суставы (т. е. были видны лишь *комбинации светящихся точек*) (рис. 8.5, *а*).

Как следует из рис. 8.5, *б*, при этом полностью исключалось влияние на зрительное восприятие как фона, так и контуров тела актера. У наблюдавших за движущимися конфигурациями точек, представленных на рис. 8.5, *б*, спонтанное восприятие узнаваемого движения наступало сразу же, стоило актеру сделать шаг или два. Комбинации светящихся точек, обозначавших суставы, создавали столь сильное впечатление характерных, присущих двигательной системе человека движений, что испытуемые были просто не в состоянии интерпретировать их как-нибудь по-другому. Они также не могли воспринимать их просто как ряд не связанных друг с другом перемещающихся светящихся точек. Когда движение прекращалось, конфигурация точек утрачивала всякое сходство с очертаниями фигуры человека. Это красноречиво свидетельствует о том, что впечатление о специфическом движении есть результат движения всех светящихся точек вместе и их перемещения относительно друг друга — паттерна движения.

Восприятие биологического движения, представленного в виде конфигураций светящихся точек

Дальнейшее изучение восприятия походки с использованием кинетических дисплеев светящихся точек показало, что можно узнать не только свою собственную походку, но и походки друзей (Cutting & Kozlowski, 1977). Более того, походки мужчин и женщин имеют ярко выраженные и идентифицируемые отличительные особенности (Cutting & Proffitt, 1981; Cbtting, Proffitt & Kozlowski, 1978; Mather & Murdoch, 1994). Конфигурация светящихся точек идентифицировалась как мужчина, когда восприятие движений плеч превалировало над восприятием движений бедер, и как женщина — в противоположной ситуации (Barclay et al., 1978; Cutting, 1978; Runeson & Frykholm, 1983; Mather & Murdoch, 1994).

Взаимное расположение светящихся точек в перемещающихся конфигурациях позволяет наблюдателям оценить и то, с каким усилием совершается то или иное движение. Рьюнсон и Фрикхолм описали эксперимент, в котором демонстрировались динамические точечные светящиеся дисплеи, соответствовавшие человеку, бросавшему небольшой матерчатый мешок с бобами на расстояние от 6 до 26 футов (приблизительно 1,8–8 м). (Runeson & Frykholm, 1983). Однако наблюдателям предоставлялась только информация о движении светящихся точек, которыми были обозначены суставы бросавших мешок людей (ни самого мешка, ни траектории его полета наблюдатели не видели). Однако это не помешало им весьма точно оценить расстояние, проделанное мешком с бобами. В близком по смыслу эксперименте наблюдатели так же точно оценивали вес относительно тяжелых предметов (например, шаров для боулинга), которые ловили участники эксперимента, хотя об усилиях последних можно было судить только по взаимному расположению светящихся точек, обозначавших их суставы (как и в опыте с мешком бобов, самого шара наблюдатели не видели) (Henderson et al., 1993).

Восприятие биологического движения, представленного исключительно комбинациями светящихся точек на телевизионном экране, доступно не только взрослым. Известно, что младенцы не только отличают имитацию биологического движения от имитации небиологического (или стохастического) движения, но начиная примерно с четырехмесячного возраста отдают явное предпочтение биологическому движению (Fox & McDaniel, 1982. См также Bertenthal, 1992).

Восприятие биологического движения не ограничивается также и одним лишь восприятием движений людей. Люди способны идентифицировать движения разных животных, пересекающих поле их зрения, — бабуинов, верблюдов, кошек, собак, слонов, лошадей, львов, рогатого скота, свиней — исходя исключительно из динамических точечных светящихся дисплеев, соответствующих виду этих животных сбоку (Mather & West, 1993). Более того, некоторые животные, например обезьяна (Oram & Perrett, 1994) и кошка (Blake, 1993), до некоторой степени тоже воспринимают биологическое движение, когда это движение создается изменяющейся комбинацией светящихся точек.

Вычленение биологического движения из комбинаций светящихся точек происходит мгновенно и автоматически; очевидно, что это не требует от наблюдателя

ни обработки сложной визуальной информации, ни какой бы то ни было специальной подготовки. Участники экспериментов идентифицировали аспекты знакомых движений даже тогда, когда мелкие сегменты, содержащие последовательные элементы биологического движения, предъявлялись им всего на 100 мс (т. е. на 1/10 с) (Johansson, von Hofsten & Jansson, 1980). Дополнительная информация о влиянии пространства и времени на восприятие биологического движения представлена в Neri et al., 1998.

Легкость, с которой биологическое движение вычленяется из динамических конфигураций светящихся точек и интерпретируется, возможно, отчасти связана с нейронной активностью соответствующих отделов коры головного мозга. Доказано, что в восприятии биологического движения участвуют специфические участки коры. С помощью ПЭТ было доказано, что когда взрослые люди наблюдают за комбинациями светящихся точек, отражающих танцевальные движения или движения человека, берущего в руку чашу и подносящего ее ко рту, некоторые виды движений вызывали повышенную нейронную активность определенных участков коры, и в первую очередь — теменной доли (Bonda et al., 1996).

Завершая этот подраздел, можно сказать, что различные проявления моторной активности, присущей человеку как биологическому виду, даже представленные только комбинациями движущихся светящихся точек, расположение которых соответствует основным суставам, легко воспринимаются и достаточно информативны для того, чтобы вызвать сильные, четкие впечатления о сложном характере движения.

Искажения восприятия движения

Причиной искаженного восприятия физического движения, присущего многим динамическим событиям, является либо неверное восприятие двигательной активности, либо ее ошибочное толкование. Более того, кажущееся движение объекта и контекст, в котором это движение совершается, могут влиять на восприятие его формы или очертаний. Ниже будут рассмотрены два явления, иллюстрирующие это влияние движения: *кинетический эффект глубины* и *анортоскопическое восприятие*. Затем мы обсудим *индуцированное движение* и *стереоэффект Пульфриха*, обратив основное внимание на роль всего пространственного контекста в восприятии движения окружающих нас предметов.

Глубина, создаваемая движением: кинетический эффект глубины

Если несколько двухмерных теней, например таких, как те, что возникают при вращении проволочного куба, спроецировать на просвечивающий экран (рис. 8.6, *а*), возникнет совершенно определенное впечатление, что вращается жесткий объемный предмет. Это явление называется **кинетическим эффектом глубины** (Wallach & O'Connell, 1953). Неподвижный проволочный куб отбрасывает плоскую, двухмерную тень.

Однако при вращении куба вокруг его вертикальной оси изменяющийся паттерн теней создает впечатление глубины и кажется, что вращается не проволочный,

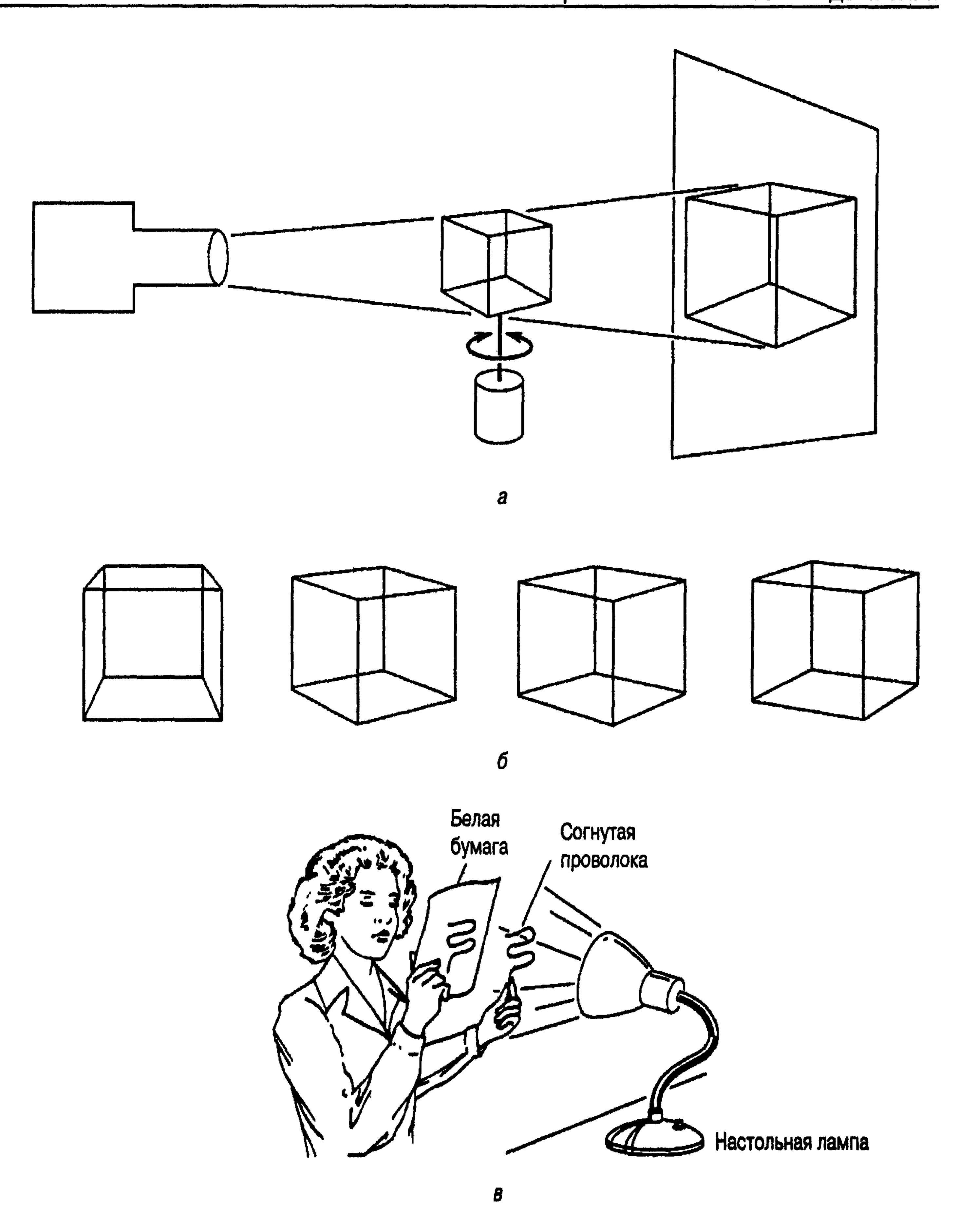


Рис. 8.6. Кинетический эффект глубины

а – установка для демонстрации кинетического эффекта глубины с помощью проволочного куба. *б* – проекции вращающегося проволочного куба. *в*. Простое приспособление для демонстрации кинетического эффекта глубины с предметом незнакомой формы (описание приводится в тексте)

а сплошной куб, хотя все его движения проецируются на плоский экран. Это значит, что на сетчатку проецируется такая последовательность зрительных образов, которая стимулирует ее точно так же, как и целостный образ, являющийся результатом вращения действительно объемного, трехмерного, объекта. Пример этих сетчаточных образов представлен на рис. 8.6, *б*. В итоге зрительная система интерпретирует изменения в паттерне теней как изменения, вызываемые вращением

трехмерного объекта, а не как последовательность изменений плоских паттернов, которые в действительности проецируются на сетчатку.

Кинетическому эффекту глубины подвержено не только восприятие знакомых форм. Наблюдение за вращением такого незнакомого предмета, как произвольно изогнутая проволока, тоже вызывает кинетический эффект глубины. В качестве стационарного стимула эта проволока воспринимается как плоский предмет, и ее форма (объем) не обнаруживается. Однако же когда ее приводят во вращение, используя для наблюдения за тенями варианты тех приспособлений, что представлены на рис. 8.6, *а*, она сразу же начинает восприниматься как целостный объемный предмет. Ниже приводится описание эксперимента, графически представленного на рис. 8.6, *в*.

Экспериментальное подтверждение

Кинетический эффект глубины

Возьмите большую бумажную скрепку (или любой кусок относительно жесткой, но гибкой проволоки, например шток для чистки курительных трубок, кусок электропровода или вешалку для рубашек) и изогните ее так, чтобы получилась трехмерная фигура неправильной формы. Держите ее между листом белой бумаги и настольной лампой так, чтобы тень от проволоки падала на бумагу (см. рис. 8.6, *в*). Чтобы образ проволоки на сетчатке получился достаточно четким, расстояние между изогнутой проволокой и листом бумаги должно быть небольшим. Вращая изогнутую проволоку пальцами, наблюдайте за изменяющимся узором теней. Вращающаяся изогнутая проволока будет восприниматься как динамичная трехмерная фигура. В спокойном состоянии она будет восприниматься как двухмерный предмет неправильной формы.

Кинетический эффект глубины воспринимается пятимесячными младенцами (Schmucker & Proffitt, 1994). Следовательно, как и биологическое движение, кинетический эффект глубины характеризует базовую чувствительность к информации, которую несет в себе движение. Вообще кинетический эффект глубины и оптическое движение объекта иллюстрируют важное положение, заключающееся в том, что восприятие *движения* объекта оказывает существенное влияние на восприятие его структуры или формы (Sperling et al., 1989; Normfn & Lappin, 1992; Kourtzi & Shiffar, 1999).

Паттерн изменений, создаваемых движущимся объектом, даже в том случае, когда визуально он нечеток, может помочь обнаружить сам факт движения. Именно эту мысль подчеркивает в своих работах Бингхэм (Bingham, 1995). В одном из исследований, проведенных им вместе с коллегами, испытуемым предъявляли (с помощью динамических комбинаций нерегулярных светящихся точек) неодушевленные движущиеся целостные предметы определенной формы (методика проведения эксперимента была аналогична методике Йохансcона, описанной в разделе, посвященном биологическому движению). По паттерну активности, выявленному на основании динамических комбинаций светящихся точек, наблюдатели точно идентифицировали такие связанные с движением события, как качающийся маятник, катящийся мяч, поверхность воды, на которой появляется рябь, и опадающие листья (Bingham, Schmidt & Rosenblum, 1995).

Анортоскопическое восприятие

Восприятие движения весьма существенно зависит от условий наблюдения за движущимся объектом. Используя необычные условия наблюдения, Паркс доказал, что когда изображение фигуры перемещается горизонтально за экраном таким образом, что в каждый данный момент через стационарную смотровую щель виден лишь его небольшой фрагмент, она все равно воспринимается как единая, целостная фигура (рис. 8.7. и 8.8) (Parks, 1965).

Это необычное явление, открытое в 1862 г. Цельнером (Zollner, 1860), называется **анортоскопическим восприятием**, что в дословном переводе с греческого означает «неправильное восприятие» (история открытия Цельнера кратко изложена в Rock, 1986). Интересно отметить, что в условиях динамического анортоскопического предъявления может быть распознана вся фигура, хотя в каждый данный момент видна только ее узкая полоска. Следовательно, вопреки тому обстоятельству, что одновременно на сетчатке никогда не проецируется вся фигура целиком, зрительная система способна интегрировать, или собрать воедино, ряд последовательных фрагментов, спроецированных на один и тот же участок сетчатки.

Воспринимаемая форма фигуры зависит не только от формы смотровой щели (рис. 8. 8), но и от скорости перемещения фигуры за ней. При сравнительно невысоких скоростях фигура воспринимается слегка вытянутой в длину, при относительно высоких — несколько сплюснутой (Anstis & Atkinson. 1967; Haber & Nathanson, 1968). Кроме того, фигура кажется наклоненной в сторону ее движения.

Анортоскопическое восприятие не только свидетельствует о принципиальной роли движения и фона в восприятии формы объекта, но и о том, что последовательность представленных на сетчатке относительно изолированных друг от друга изображений фрагментов объекта по прошествии какого-то времени может интегрироваться зрительной системой, благодаря чему и становится возможным восприятие всей формы объекта. Хотя детальное объяснение анортоскопического восприятия — дело будущего, уже сегодня ясно, что оно имеет ряд важных перцептивных и когнитивных последствий (подробный анализ этого явления представлен в Rock, 1983, 1986).

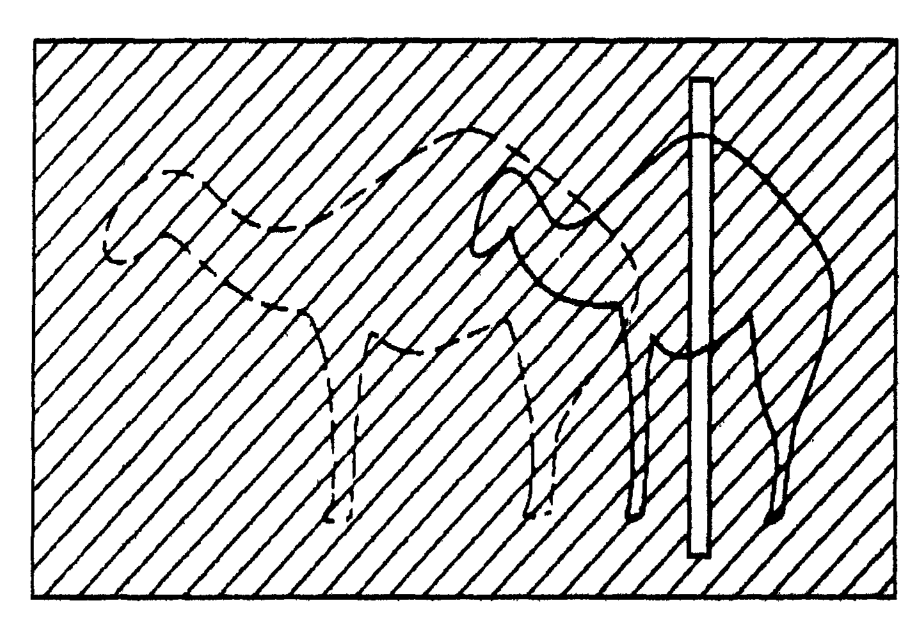


Рис. 8.7. Стимул и схематическое изображение демонстрации эффекта Паркса

Слева – стимул, справа – стимул предстает в виде сжатого верблюда. (*Источник:* T. E. Parks. Post-retinal visual storage. *American Journal of Psychology, 78,* 1965, p.148)

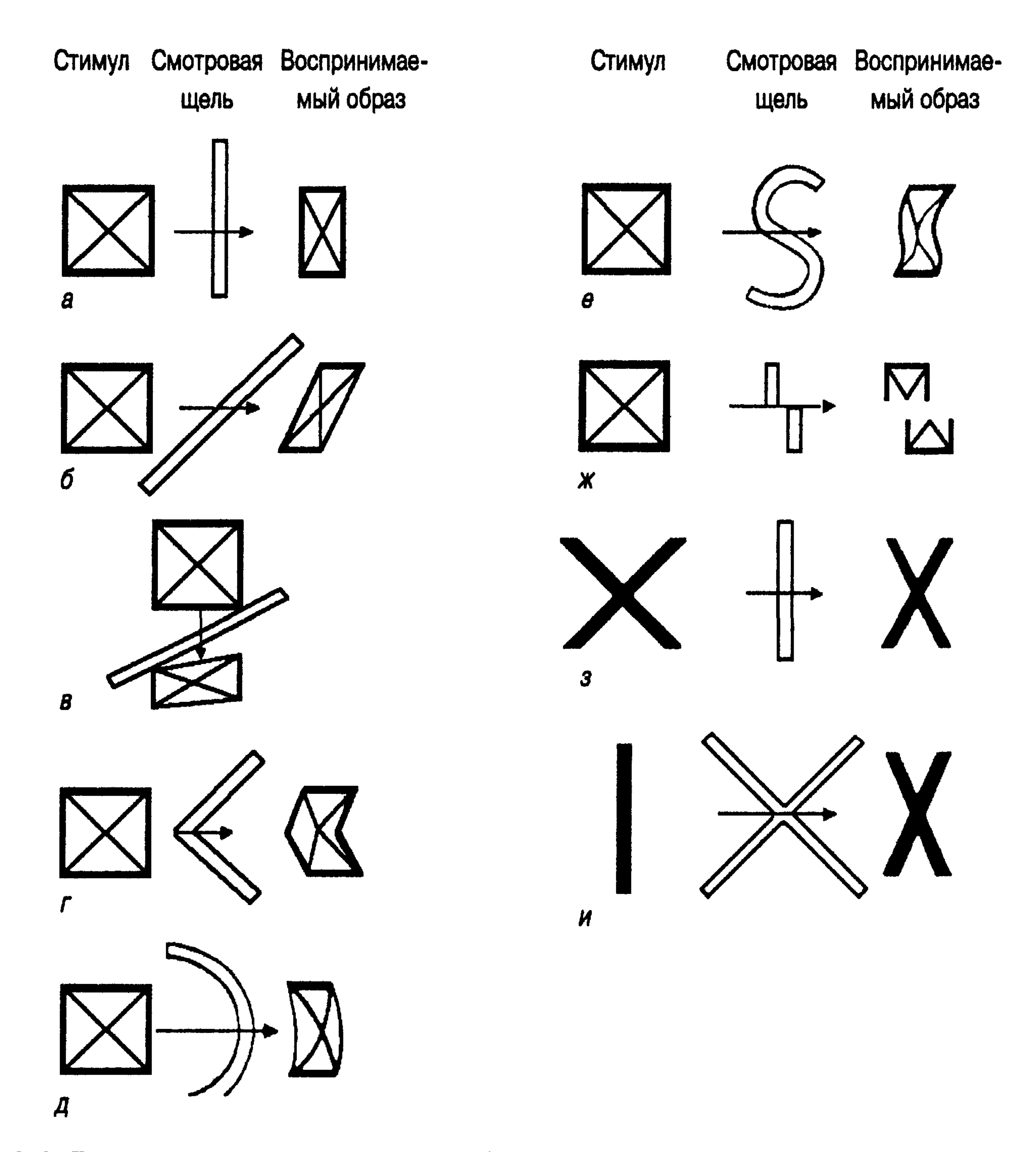


Рис. 8.8. Примеры искаженного восприятия фигур, перемещающихся позади стационарного щелевого отверстия

а – воспринимаемая фигура кажется смещенной и сжатой в направлении ее движения. *б*–*ж* – наклонная и искривленная смотровые щели, а также смотровая щель, образованные двумя прорезями, смещенными относительно друг друга. *е*, *и* – формы фигуры и смотровой щели могут быть взаимозаменяемыми. *X*-образная фигура, рассматриваемая через вертикальную смотровую щель, воспринимается точно так же, как и вертикальная фигура, рассматриваемая через *X*-образную смотровую щель. (*Источник:* S. M. Anstis & J. Atkinson. Distortions in moving figures viewed through a stationary slit. *American Journal of Psychology, 80,* 1967, p. 573)

Индуцированное движение

Пространственный контекст оказывает весьма заметное влияние на восприятие формы и величины объекта. Нередко динамический контекст таков, что наблюдатель не может точно сказать, какой именно объект находится в движении. Если две освещенные фигуры разного размера находятся в полной темноте и перемещается только та из них, которая больше, как правило, наблюдателю кажется, что она неподвижна, а движется только фигура меньшего размера. Когда речь идет о подобных невыгодных условиях визуального наблюдения, говорят, что движущийся стимул большего размера *индуцирует* движение меньшего по величине стимула.

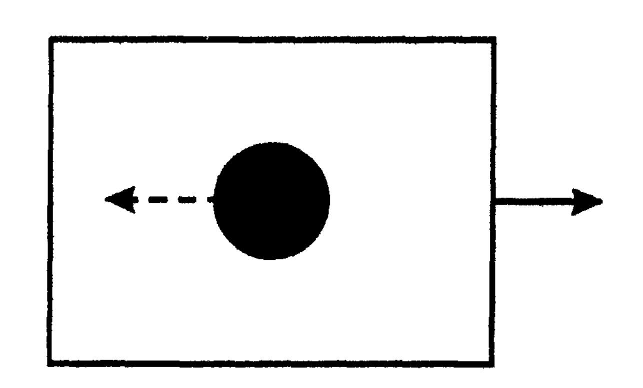


Рис. 8.9. Индуцированное движение
За светящейся точкой, помещенной в светящийся прямоугольник, наблюдают в темноте. Если прямоугольник физически смещается вправо (сплошная стрелка), создается впечатление, что находящаяся в нем точка смещается влево (пунктирная стрелка). Кажущееся движение неподвижной точки индуцировано физическим движением прямоугольника

Например, если неподвижную светящуюся точку поместить в находящийся в темноте освещенный прямоугольник и начать медленно перемещать его вправо, то создастся впечатление, что прямоугольник неподвижен, а точка сдвигается вправо. Как показано на рис. 8.9, кажущееся движение точки *индуцировано* физическим перемещением прямоугольника.

Более знакомый пример — луна на фоне покрытого тучами ночного неба. В подобной ситуации всегда создается впечатление, что луна мчится за кажущимися неподвижными тучами, хотя на самом деле все наоборот: тучи проносятся на фоне неподвижной луны и закрывают ее. Это индуцированное движение — визуальное искажение, или иллюзия, в которой присутствует реальное физическое движение, но оно ошибочно приписывается не тому фрагменту конфигурации стимулов, который его совершает, а неподвижному.

Когда есть возможность двоякого толкования признаков фона и рамочных условий, создается впечатление, что вписанный объект меньшего размера перемещается относительно описывающего его объекта большей величины. Возможно, причина этого явления заключается в тех выводах, которые мы автоматически делаем на основании своего предшествующего опыта наблюдений за взаимодействием мелких и крупных объектов в окружающем нас мире. Дело в том, что вокруг нас обычно перемещаются именно небольшие объекты, а крупные предметы вместе с фоном чаще остаются неподвижными.

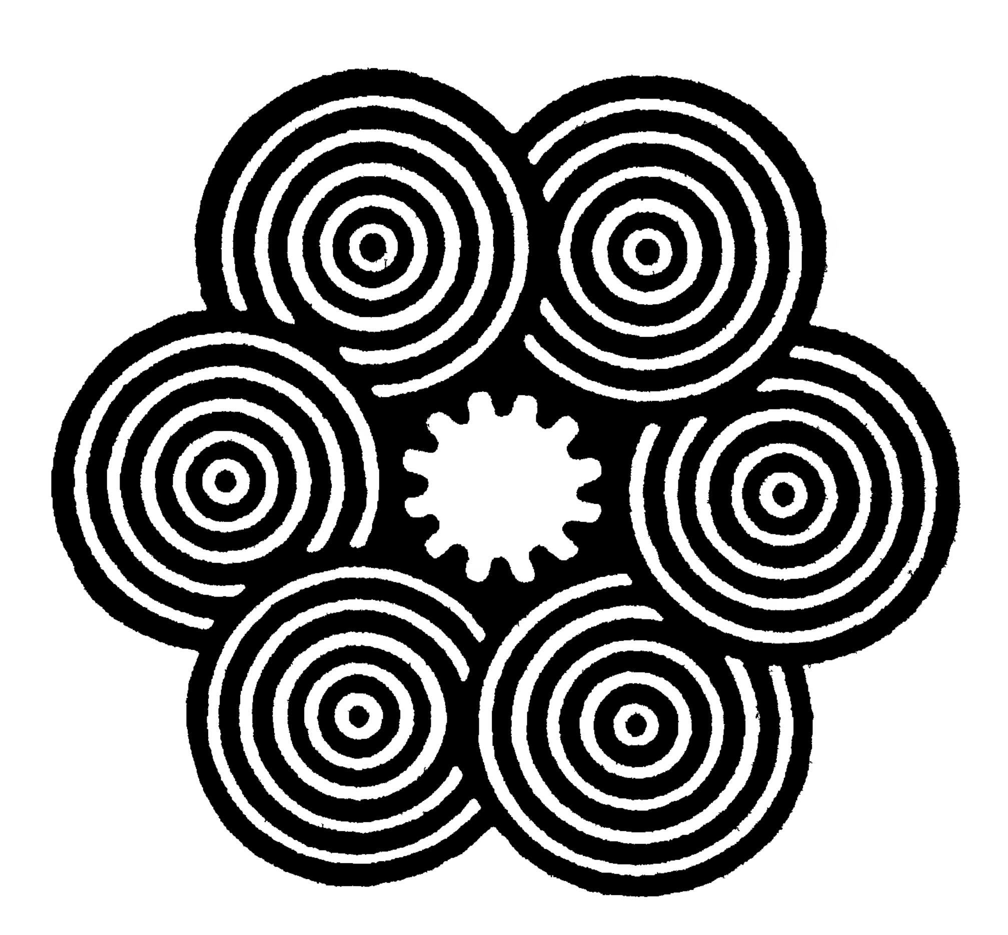


Рис. 8.10. Индуцированное вращательное движение
Держа рисунок на расстоянии, равном примерно 12 дюймам, сфокусируйте взгляд на центральной шестеренке. При перемещении страницы взад-вперед со скоростью, равной примерно 1 перемещению в секунду, вам покажется, что наружные колеса вращаются в одну сторону, а центральная шестеренка – в противоположную.
(*Источник*: Le Grand, 1967)

Индуцировать можно не только прямолинейное движение. Дункер в своем классическом труде об индуцированном движении сообщает о том, что вращение неподвижного диска с определенным узором может быть индуцировано вращением окружающих его колец, образованных концентрическими окружностями (Duncker, 1929). (Аналогичный эффект можно наблюдать и с помощью композиции, представленной на рис. 8.10. См. также Anstis & Reinhardt-Rutland, 1976; Day, 1981.)

Стереоэффект Пульфриха

Интересное перцептивное искажение физического движения, известное как **стереоэффект Пульфриха,** возникает в тех случаях, когда оба глаза стимулируются одним и тем же внешним событием, но интенсивность освещения разная. Схематически этот эффект представлен на рис. 8.11.

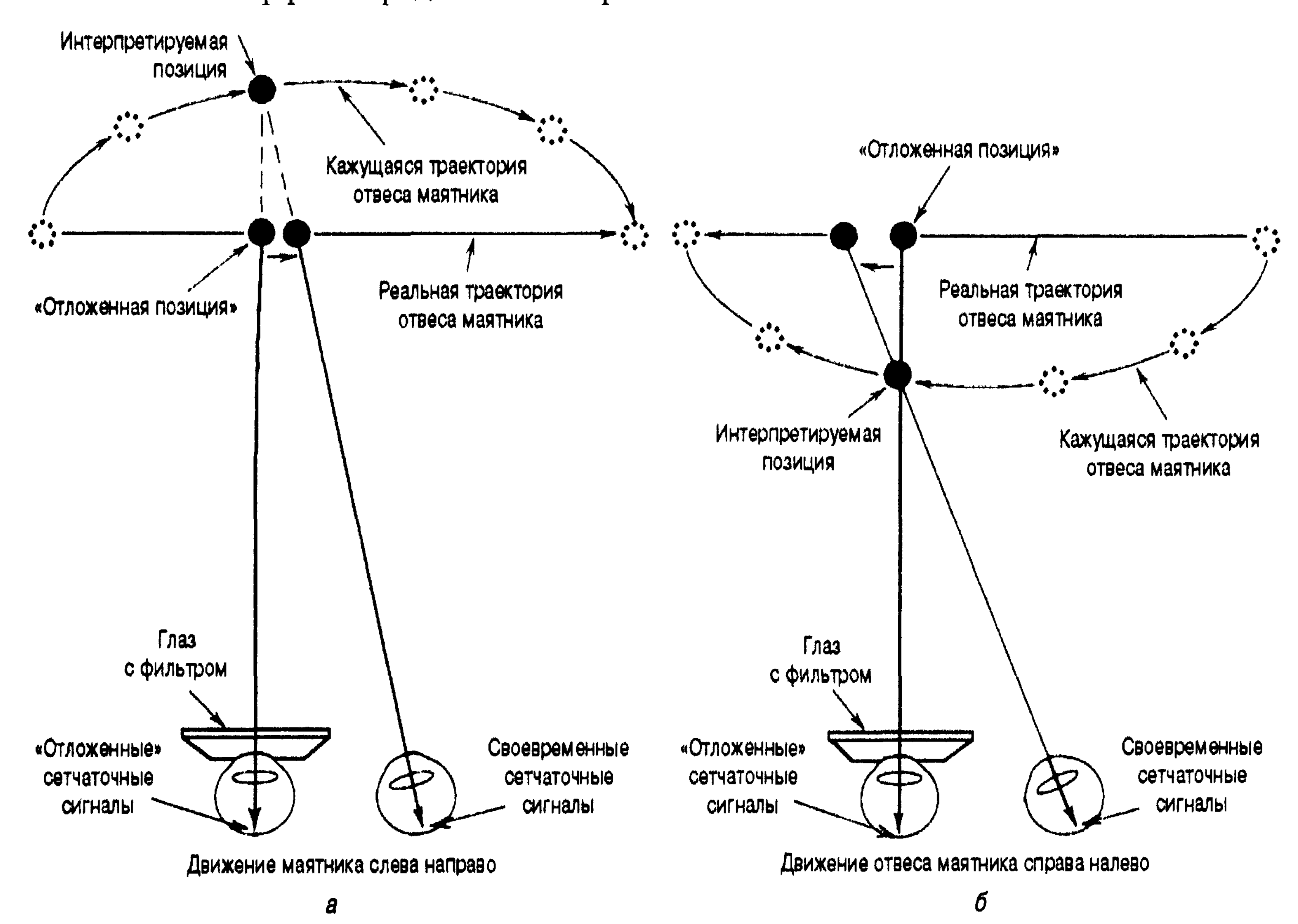


Рис. 8.11. Схематическое изображение стереоэффекта Пульфриха

Когда наблюдатель, один глаз которого прикрыт фильтром, смотрит на маятник, описывающий прямую дугу в плоскости, перпендикулярной линии его взгляда, ему кажется, что маятник описывает эллипс. Причиной этого являются «отложенные сигналы» от того глаза, который прикрыт фильтром. Перцептивный эффект проявляется в кажущемся смещении отвеса маятника в сторону *от* наблюдателя при его движении слева направо, т. е. от участка поля зрения, прикрытого фильтром, к участку без фильтра *а* и в смещении *к* наблюдателю, когда отвес маятника смещается в противоположном направлении *б*.

В обоих случаях – и в *а*, и в *б* – кажущиеся траектории, созданные сериями интерпретированных позиций отвеса маятника, соответствуют серии визуальных сигналов, которые достигли бы обоих глаз, если бы отвес маятника действительно то удалялся от наблюдателя, то приближался бы к нему, т. е. если бы отвес маятника двигался вглубь

Отвес маятника совершает возвратно-поступательное прямолинейное движение в плоскости, перпендикулярной взгляду наблюдателя. Однако когда наблюдатель смотрит на него обоими глазами, но один из них прикрыт темным фильтром (т. е. когда он в солнечных очках с одним темным стеклом), ему кажется, что отвес маятника движется по эллиптической траектории, то приближаясь к нему, то удаляясь.

По мнению Грегори (Gregory, 1973) и других авторов (Brauner & Lit, 1976; Enright, 1970), причина этого искажения — зависимость времени реакции зрительной системы от интенсивности стимуляции. Фильтр уменьшает количество света, попадающего в один глаз, что, в свою очередь, вызывает незначительную, но существенную с нейронной точки зрения задержку поступления сигнала от глаза в мозг. Следовательно, в любой момент кажущаяся позиция отвеса маятника, воспринимаемая глазом через фильтр, немного отстает от позиции, воспринимаемой глазом без фильтра, в результате чего позиции, в которых оба глаза видят отвес маятника, несколько отличаются друг от друга. Во время движения маятника слегка отличные друг от друга кажущиеся позиции отвеса, возникшие вследствие задержки сигнала от глаза с фильтром, соответствуют картине, созданной такой стимуляцией глаз и мозга, которая была бы, если бы маятник действительно двигался вглубь по эллиптической траектории. Иными словами, зрительная система тщательно сравнивает и «примиряет» несогласованную информацию, полученную мозгом от обоих глаз, тем, что воспринимает реальное движение в искаженном виде: наблюдателю кажется, что отвес маятника движется вглубь по эллиптической траектории.

Ирония заключается в том, что это явление описано и объяснено в 1922 г. немецким физиком Карлом Пульфрихом, которому не довелось испытать его на собственном опыте, ибо он был слеп на один глаз. (Подробное описание методологии изучения стереоэффекта Пульфриха и предполагаемых процессов, лежащих в его основе, читатель может найти в Emerson & Pesta, 1992; Fineman, 1981; Walker, 1978.)

Кажущееся движение

В данном разделе термином **кажущееся движение** обозначается восприятие движения в тех случаях, когда на самом деле никакого физического перемещения объекта в пространстве нет. Иными словами, речь идет об *иллюзии* движения неподвижного объекта. Однако кажущееся движение — это нечто большее, чем редкий перцептивный курьез, наблюдаемый в лабораторных условиях. В действительности кажущееся движение — чрезвычайно распространенное явление. Мы сталкиваемся с ним каждый раз, когда смотрим фильм или телепередачу. В этом разделе мы рассмотрим причины кажущегося движения и начнем с одной из его простейших форм — со *стробоскопического движения.*

Стробоскопическое движение

Ситуация, при которой два стационарных источника света, расположенных на небольшом расстоянии друг от друга, включаются попеременно через определенные промежутки времени, была изучена одной из первых и представляет собой один из наиболее убедительных примеров кажущегося движения (рис. 8.12).

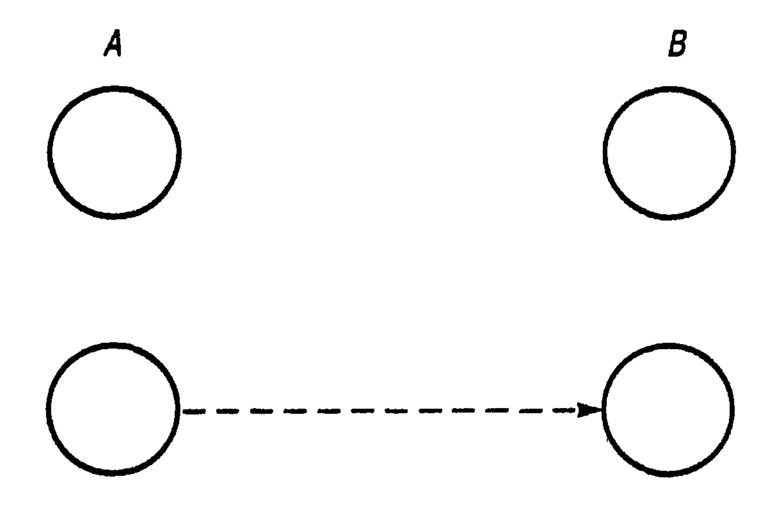


Рис. 8.12. Стробоскопическое движение, создаваемое двумя стационарными источниками света, *A* и *B*, которые включаются попеременно. При определенных интенсивности света, расстоянии между *A* и *B* и времени между их включениями возникает иллюзия, что свет движется от *A* к *B* (нижний рисунок), хотя источники света включаются последовательно

Когда источник света *A* включается, источник света *B* выключается, и наоборот. Характер кажущегося движения зависит от интервала между включениями или — что одно и то же — от межстимульного интервала (МИ). Как правило, некая форма кажущегося движения воспринимается при МИ, равном от 30 до 200 мс. Если МИ очень продолжительный (более 200 мс), то воспринимается только последовательность включений — поочередно зажигаются то один, то другой источник света. При очень коротком МИ (менее 30 мс) восприятие кажущегося движения сменяется восприятием двух источников света *A* и *B*, включающихся практически одновременно каждый на своем месте. Однако если МИ равен примерно 60 мс, условия для восприятия кажущегося движения оптимальны и создается впечатление, что одна светящаяся точка «бежит» от *A* к *B*. (Когда МИ равен 100 мс, возникает кажущееся движение необычного типа (необычный феномен), так называемое фи-движение. При этом наблюдатели ощущают движение по смещению светящихся точек, но они не видят движения объекта от одного источника света к другому.)

Кажущееся движение, возникающее в результате изменения МИ, называется **стробоскопическим движением, или бета-движением.** (Приспособление для создания стробоскопического движения — *стробоскоп* — было изобретено в 1833 г.) Эта форма кажущегося движения широко используется в различных светящихся, в том числе и неоновых, надписях — на афишах, на указателях железнодорожных переездов, а также на всевозможных рекламных щитах, указывающих дорогу к ресторанам, парковкам, почтовым отделениям и мотелям. Природа стробоскопического движения определяется не только МИ, но и интенсивностью источников света и их взаимным расположением в пространстве. Сложные зависимости, связывающие эти три переменные величины, были изучены в 1915 г. Корте и известны как *законы Корте* (см. Boring, 1942, р. 598). Например, при увеличении расстояния между источниками света для сохранения восприятия стробоскопического движения необходимо увеличить либо их интенсивность, либо МИ.

«Движущиеся картины» (кинематограф)

Эффект кажущегося движения могут вызвать не только такие простые, последовательно воздействующие на зрительную систему стимулы, как расположенные рядом точечные источники света (рис. 8.13).

На принципах, о которых будет рассказано в этом подразделе, основан один из самых знакомых и убедительных примеров движения — **«движущиеся картины»**.

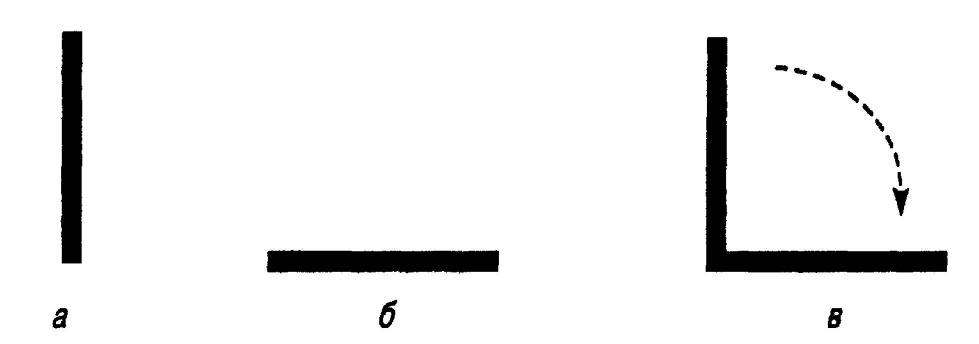


Рис. 8.13. Кажущееся движение на примере двух расположенных рядом неподвижных стимулов

Если всматриваться в изображение вертикальной линии *а*, за которой следует горизонтальная линия *б*, то примерно через 60 мс покажется, что вертикальная линия сместилась на 90° по часовой стрелке *в*.

Разумеется, сами картины не двигаются. Речь идет о кинематографе — о проецировании на экран быстро сменяющих друг друга кадров, на которых запечатлены очень незначительно отличающиеся друг от друга сцены. Каждый последующий кадр отличается от предыдущего небольшим изменением положения в пространстве движущегося объекта. Если эта последовательность неподвижных кадров проецируется на экран с надлежащей скоростью (обычно 24 кадра в секунду), возникает ощущение движения. Так же как и в случае стробоскопического движения, характер кажущегося движения, создаваемый движущимися картинами, зависит от скорости проецирования. Если скорость мала, видны только мелькания или — при совсем незначительной скорости — ряд отдельных кадров, если же скорость слишком велика — все кадры сливаются в расплывающееся пятно (история кинематографа, а также технология производства кинокартин и анализ их восприятия кратко описаны в Wead & Lellis, 1981, подробное и небезынтересное изложение этой проблемы читатель найдет в Hochberg, 1986).

Как уже было сказано при обсуждении таких явлений, как *эффекты маскировки* и *инерция зрения* (см. главу 4), реакция зрительной системы на визуальную стимуляцию продолжается еще какое-то время и после исчезновения вызвавшего ее раздражителя. В случае же киноленты, если ряд отдельных кадров демонстрируется с надлежащей скоростью, в нейронах, возбужденных предыдущим кадром, потенциалы действия продолжают возникать и после того, как на экране возник последующий кадр. А это значит, что изображение, запечатленное на каждом кадре, «сливается» с изображениями, запечатленными на предшествующем и следующем кадрах, что и производит впечатление непрерывного движения. Зрительная система интегрирует, или суммирует, ряд последовательных образов, создавая иллюзию непрерывной визуальной сцены или события. Ниже описано экспериментальное подтверждение феномена, называемого *кинетическим затуманиванием* и основанного на эффекте последействия.

Экспериментальное подтверждение

Кинетическое затуманивание

Подержите палец на расстоянии 10–12 дюймов от светящегося серого экрана телевизора или монитора компьютера и понаблюдайте за его непрерывным движением из стороны в сторону. Вы увидите даже немного пугающий поток расплывающихся изображений двигающегося пальца. Этот эффект практически не зависит от освещенности, но наиболее отчетливо он проявляется при низкой освещенности (которая благоприятствует зрительной стойкости).

Хотя *инерционность зрительной системы* (т. е. *эффект последействия*) важна для восприятия плавного, непрерывного движения из последовательно представляемых отдельных изображений, и прежде всего потому, что благодаря ей периоды затемнения между изображениями остаются незамеченными, не менее важен и другой фактор. Плавное объединение кадров достигается за счет близкого сходства их отличительных признаков и общности содержания. Чем теснее они связаны между собой и чем больше структурное сходство соседних кадров, тем выше их «феноменальная идентичность», т. е. тем легче зрительной системе объединить информацию, последовательно получаемую от физически дискретных (не связанных друг с другом) стимулов, таким образом, что мы воспринимаем, как непрерывное движение (Ramachandran et al., 1998).

Когда мы смотрим какой-либо отрывок из кинофильма — например, кадры, на которых изображен бегущий человек и между которыми сохраняется преемственность, — изменения в положении его рук, ног и всего тела от кадра к кадру проецируются на один и тот же участок сетчатки, то, что изображено на кадре, сохраняет свою кажущуюся связность и структурную общность. Перцептивный результат таков, что зрительная система интерпретирует эти последовательные, связанные друг с другом изменения как *движение*. Напротив, череда не похожих друг на друга, откровенно не совместимых друг с другом кадров способна дезориентировать зрительную систему. Хотя у нее и может быть опыт восприятия последовательности превращающихся друг в друга разных форм, возможность восприятия плавного, кажущегося движения снижается. Условия, способствующие проявлению подобного феномена, можно создать только в лаборатории, занимающейся изучением восприятия.

Эффект обратного вращения колеса. На практике свет, проецируемый на экран большинством современных кинопроекторов, между двумя кадрами несколько раз прерывается. Это объясняется тем, что даже скорость демонстрации киноленты, равная 24 кадрам в секунду, полностью не избавляет от мельканий. Чтобы избежать их, обычно каждый кадр показывают трижды. Это делается с помощью специального трехлопастного прерывателя, который каждый кадр проецирует на экран в виде трех проекций, что соответствует общей скорости, равной 72 проекциям в секунду. Старые домашние кинопроекторы демонстрируют фильмы со скоростью 16 кадров в секунду (общая скорость — 48 проекций в секунду), но поскольку эти проекции обычно демонстрируются при меньшей освещенности, они лучше сливаются, а тенденция к мельканию выражена слабее. Изображение, которое мы видим на телевизионном экране, основано на том же принципе слияния, но технически совершенно иное.

Именно в данном контексте уместно объяснить *эффект обратного вращения колеса*, который проявляется в том, что по спицам колес зрителю кажется, будто транспортные средства, которые в соответствии с происходящим на экране двигаются вперед, на самом деле едут назад. Некоторые авторы считают, что в данном случае нет никакой иллюзии движения (кроме, разумеется, восприятия движения колес, являющегося результатом последовательного представления самих кадров) (Christman, 1979; Fineman, 1981). Скорее речь может идти о *несоответствии* числа оборотов колеса в секунду и числом кадров, снятых за одну секунду. Если камера снимает 24 кадра в секунду, а колесо делает за одну секунду 23 оборота (или

количество оборотов, кратное 23), то каждый последующий кадр запечатлевает колесо чуточку *раньше,* чем оно успевает совершить полный оборот. Во время демонстрации фильма зрителю покажется, что колесо катится назад со скоростью, равной 1 оборот в секунду. Если бы скорости вращения колеса и проецирования фильма были бы равны (т. е. 24 оборота в секунду и 24 кадра в секунду соответственно), то колеса казались бы неподвижными. Если бы колеса вращались со скоростью 25 оборотов в секунду (или с любой другой скоростью, кратной 25), притом что фильм проецируется на экран со скоростью 24 кадра в секунду, зрителю казалось бы, что колеса катятся вперед со скоростью 1 оборот в секунду.

Резюмируя, можно сказать, что восприятие кинофильма на основании ряда дискретных, прерывистых изображений является результатом инерционности зрительной системы, а также распознавания общих отличительных признаков и последовательных изменений от кадра к кадру. Однако полного объяснения этого феномена у нас нет. Как писали Вид и Леллис: «Наука еще не в состоянии объяснить причину этой иллюзии [кинематографа]. Нам известно, что при определенных условиях мы склонны воспринимать дискретные объекты как непрерывные структуры, но пока что никто не знает, почему этот обман удается» (Wead & Lellis, 1981, p. 41).

Реальное движение/кажущееся движение. Как зрительная система обрабатывает информацию об изменениях в сетчатке, вызванных разнообразными формами кажущегося движения? Каковы способы обработки информации о кажущемся движении и отличаются ли они от способов обработки информации об изменениях, вызванных физически перемещающимися объектами? Ясно, что ни стробоскопическое движение, ни восприятие кинофильмов не приводят к таким изменениям сетчатки, к которым приводит наблюдение за реальным физическим движением. Как уже отмечалось выше, кинофильмы — это последовательность дискретных, быстро проецируемых на экран кадров, отделенных друг от друга чрезвычайно короткими периодами затемнения. Следовательно, исходя из сложности обработки информации, поступающей от различных компонентов подобной стимуляции, можно было бы ожидать, что физиологические механизмы, лежащие в основе восприятия реального и кажущегося движения, различны.

Однако эксперименты показали, что движение объектов, запечатленное на кинопленке, которую демонстрируют надлежащим образом, кажется таким же непрерывным, как и движение реальных объектов. Следовательно, можно принять, что в основе восприятия многих форм кажущегося движения лежит тот же самый механизм детектирования движения, что и в основе восприятия реального движения (Clatworthy & Frisby, 1973). Если говорить конкретно о стробоскопическом движении, то оно может быть результатом функционирования некой системы, участвующей в восприятии некоторых видов быстро сменяющих друг друга реальных движений. Уоллс, сторонник ярко выраженного эволюционного подхода, так сформулировал свою оригинальную и даже несколько эксцентричную точку зрения на сходство реального и кажущегося движения:

> Реальное и стробоскопическое движение субъективно сходны, но это сходство обманчиво... Возможно, это не простое совпадение, ибо можно предположить, что очень похожая имитация кажущимся движением реального движения при тех же простран-

ственных и временны́х условиях и при том же освещении имеет некоторую биологическую ценность. Какую именно, мы сказать не можем. Автор готов рискнуть и предположить, — очень осторожно! — что, возможно, когда примитивное, глупое позвоночное видело движущийся объект, который сперва скрывался за какой-то преградой, а потом появлялся вновь, оно до тех пор не могло с уверенностью сказать, один это объект или два, пока в его распоряжении не появились автоматические средства определения «единственности» объекта в то время, пока он был спрятан от него. Какой бы ни была причина эволюции процесса домысливания изображения в фи-феномен, трудно сказать, какую пользу его сохранение принесло нам... если, конечно, не считать кино жизненной необходимостью (Walls, 1963, p. 362).

Автокинетическое движение

Ощутить движение можно, если, находясь в абсолютно темной комнате, сосредоточить взгляд на светящейся точке. В этих условиях у наблюдателя нет ни пространственного фона, ни каких-либо фиксированных зрительных координат, с которыми можно было бы соотнести эту светящуюся точку. В результате единственная стационарная светящаяся точка начинает «дрейфовать», и это явление называется **автокинетическим движением**. Как правило, светящаяся точка лишь ненамного отклоняется от своего положения, однако нередко совершает и весьма заметное движение. В том, что касается масштаба и направления автокинетического движения, индивидуальные различия наблюдателей очень велики и на восприятие этого явления заметно влияет их социальный статус (Sherif, 1936).

Предложено несколько механизмов, объясняющих возникновение автокинетического движения и основанных преимущественно на роли непроизвольных движений глаз (Mack, 1986; Post & Leibowitz, 1985). Заслуживающее внимание объяснение автокинетического феномена предложено Грегори (Gregory, 1973). Его теория, иногда называемая *теорией утомленных глазных мышц*, основана на изменяющейся способности глазных мышц поддерживать фиксацию глаза на неподвижной светящейся точке. В ходе продолжительной фиксации микродвижения глаз вызывают флуктуации фиксации, и в результате длительной фиксации глазные мышцы «устают». Чтобы компенсировать усталость и возрастающие усилия, необходимые для поддержания фиксации на светящейся точке, глазным мышцам требуются *необычные командные сигналы, корригирующие командные сигналы*. По своей сути эти корригирующие сигналы — то же самое, что и эфферентные сигналы, приводящие в движение глаза, совершающие следящие движения во время наблюдения за перемещающимся стимулом. Однако поскольку эти сигналы полностью лишены каких-либо признаков визуального фона, они превратно толкуются как сигналы к движению глаз. Следовательно, по Грегори, причиной движения светящейся точки в темноте являются не движения глаз, а корригирующие сигналы, призванные *предотвратить* их.

Эффект последействия движения

Пассажиру только что остановившегося поезда, до этого долго смотревшему в окно, кажется, что теперь уже неподвижный пейзаж движется вперед, и это ощущение настолько реально, словно поезд медленно катится назад. Это пример **эффекта последействия движения (ЭПД)**, суть которого заключается в том, что восприя-

тие движения может продолжаться и после прекращения воздействия движущегося раздражителя. Точно так же и неподвижная сцена покажется движущейся вверх, если до этого долго смотреть на падающую воду (на водопад). Это пример особого эффекта последействия движения, описанного в 1834 г. Аддамсом (Addams, 1834) и в 1882 г. Баудитчем и Холлом (Bowditch & Hall, 1882) и называемого *иллюзией водопада* (подробное описание этого эффекта см. в Fineman, 1981). Одно их первых приспособлений, предназначенных для демонстрации иллюзии водопада, представлено на рис. 8.14.

Как будет понятно из описанного ниже экспериментального подтверждения, ЭПД можно легко продемонстрировать с помощью компьютера.

Экспериментальное подтверждение

Эффект последействия движения

Вам понадобится компьютер, содержащий достаточно длинный текст, набранный чрез два, а еще лучше – через три интервала. Глядя на центр монитора, «гоните» текст вниз с постоянной скоростью, не читая его. Секунд через 90, когда вы остановите текст, вам покажется, что неподвижный монитор перемещается вверх. Иллюзия движения вверх – это *эффект последействия движения*, вызванный тем, что вы до этого наблюдали за движением вниз.

Если у вас нет доступа к компьютеру, сделайте следующее. Глядя на центр телевизионного экрана, проследите за движением по нему заключительных титров фильма, не читая их. Когда титры пройдут, вам покажется, что экран движется вниз.

ЭПД несколько иного характера, отчасти вызванный определенным ритмом непроизвольных движений глаз во время фиксации взгляда, может быть продемонстрирован с помощью геометрического узора, представленного на рис. 8.15.

Нейронные процессы, лежащие в основе ЭПД. Общий подход к трактовке ЭПД базируется на представлениях об *эффектах последействия* и *селективной*

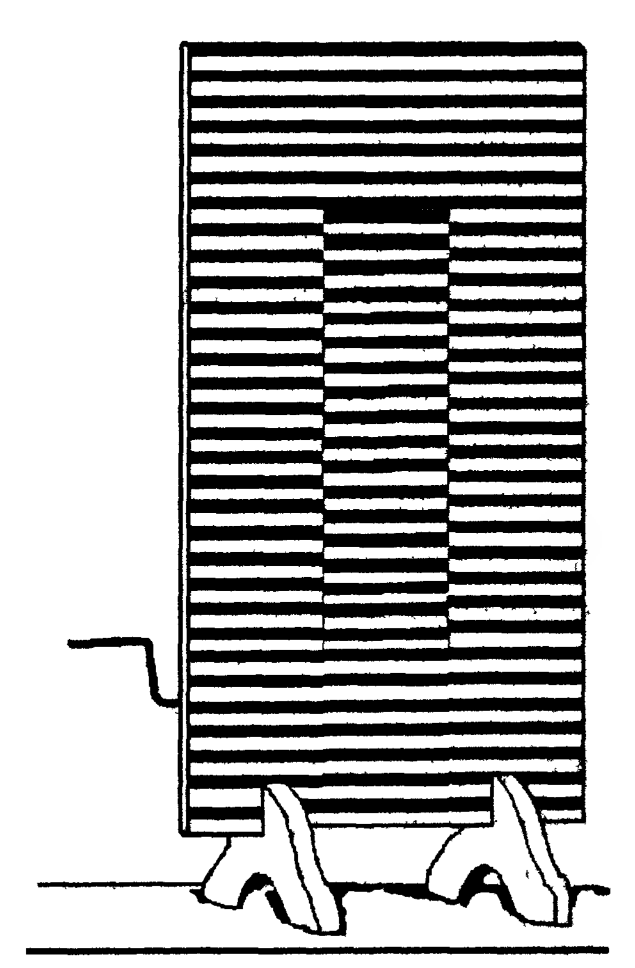


Рис. 8.14. Одно из первых приспособлений, предназначенных для демонстрации иллюзии водопада

С помощью ручки полосатый ремень приводится в движение (вверх или вниз), и испытуемые через специальное отверстие наблюдают за ним. После того как ремень останавливается, испытуемый, глядя на фон или на какую-либо другую поверхность, продолжает видеть движение, но в обратную сторону. (Авторство этого приспособления обычно приписывается Боудичу и Холлу (*Источник*: Bowditch & Hall, 1882), однако Боринг высказывает предположение о том, что нечто подобное, возможно, было создано раньше, Уильямом Джеймсом (*Источник*: Boring, 1942))

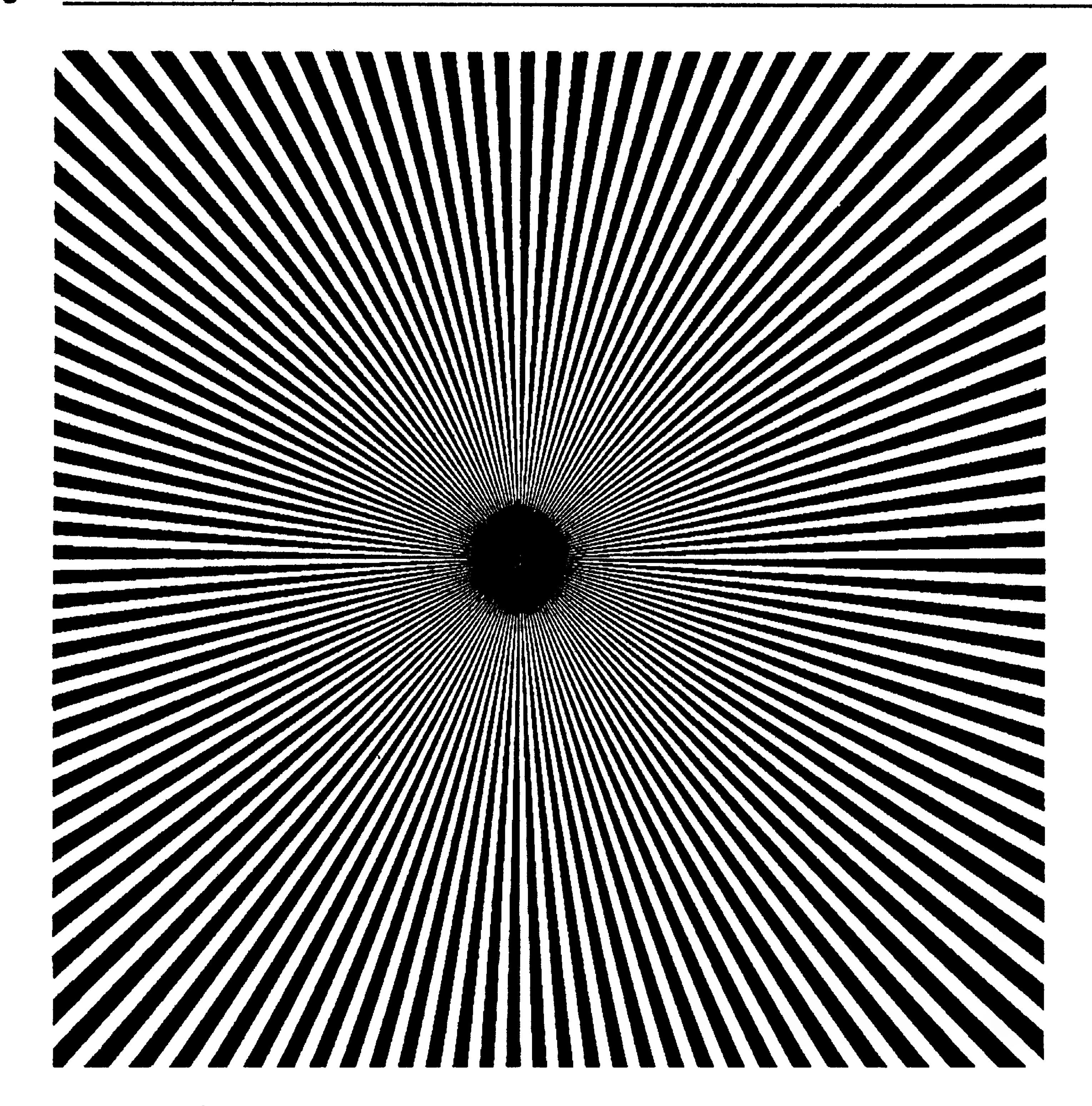


Рис. 8.15. Пример геометрического узора, вызывающий эффект последействия, в котором может восприниматься движение

Если в течение примерно 20 секунд пристально всматриваться в центр узора, а затем «спроецировать последействие» на лист белой бумаги, обычно появляется ощущение вращательного движения. (*Источник:* D. M. MacKay. Ways of looking at perception. W. Wathen-Dunn (Ed.). *Models for the perception of visual form.* Cambridge, Mass: MIT Press, 1967)

адаптации (см главы 4, 5 и 7). Не вдаваясь в детали, можно сказать, что причиной ЭПД являются селективная адаптация и уставание чувствительных к восприятию движения детекторов, характерные для человека, воспринимающего движение какого-либо объекта. Рассматривание «водопада» или прокручивание текста (см. вышеописанные экспериментальные подтверждения), т. е. восприятие в течение какого-то периода времени только движения *вниз*, приводит к тому, что детекторы, чувствительные к движению такого типа, утомляются, или адаптируются, в результате чего становятся менее активными. Поэтому, когда человек, наблюдавший за движением вниз, переводит свой взгляд на неподвижную композицию, чувствительность его рецепторов, воспринимающих движение вниз, оказывается пониженной и ему кажется, что и неподвижная композиция, и ее элементы перемещаются вверх.

На каком уровне зрительной системы находятся рецепторы, обеспечивающие ЭПД? Сегодня у нас нет определенного ответа на этот вопрос, однако варьирование условий, при которых они возникают, дает возможность высказать некоторые предположения. Например, если эти рецепторы лежат на уровне сетчатки, то адаптация к действию движущегося стимула только одного глаза должна привести к тому, что второй, неадаптированный глаз *не почувствует* ЭПД. Иными словами, если происхождение ЭПД связано с функционированием сетчатки, адаптация одного глаза не должна повлиять на состояние другого. Однако когда такой эксперимент был проведен, оказалось, что неадаптированный глаз тоже ощущает ЭПД, что свидетельствует в пользу центрального, или кортикального, происхождения этого феномена (Nitchell, Reardon & Muir, 1975; Mitchell & Ware, 1974; Murakami & Cavanagh, 1998. Фундаментальный обзор литературы, посвященной ЭПД, читатель найдет в Mather et al., 1998).

Прогнозирование траектории движения

Заключительный раздел главы посвящен преимущественно не восприятию движения объектов, а *прогнозированию* траекторий их движения. Этот вопрос вполне заслуживает краткого обсуждения, поскольку некоторые объяснения движения объектов по определенным траекториям получены на основании такого явления общего характера, как восприятие движения, рассмотрению которого была посвящена эта глава. Поскольку большинство людей постоянно имеют дело с динамическими событиями, происходящими в окружающем мире, и в первую очередь — с движущимися объектами, можно было бы предположить, что им уже знакомы некоторые базовые принципы и законы физики и понятна предсказуемость траекторий движения объектов. Между тем в том, что касается движения объектов даже, казалось бы, в простых условиях, все еще немало заблуждений, а нередко и ошибочных представлений. Приведены результаты экспериментов (McCloskey, Carramazza & Green, 1980; см. также: Kaiser, Proffitt & McCloskey, 1985), проведенных для оценки способности испытуемых точно предсказать траекторию движения объектов на основании решения таких простых физических задач, как две первые задачи, представленные на рис. 8.16.

Когда испытуемых, преимущественно студентов колледжа, из которых 70 % как минимум изучали физику в средней школе, спросили о **траектории движения** предмета, выпущенного из изогнутой трубы, на удивление многочисленная группа оказалась не готовой дать точный ответ. Они отвечали, что выпущенный из изогнутой трубы предмет будет продолжать двигаться по кривой даже в отсутствие внешнего воздействия. Более того, увеличение числа неправильных ответов при переходе от задачи 1 к задаче 2 позволяет предположить, что, по мнению большинства испытуемых, кривизна траектории движения объекта зависит от времени его пребывания в трубе, и чем это время больше, тем более изогнутой будет и траектория. Правильный ответ на обе задачи непосредственно вытекает из *закона инерции, или первого закона Ньютона: движение тела изменяется только под воздействием приложенного к нему внешнего усилия. Если тело находится в покое, оно будет оставаться в покое. Если оно находится в движении, оно будет продолжать двигаться с постоянной скоростью до тех пор, пока к нему не будет приложено внешнее усилие.*

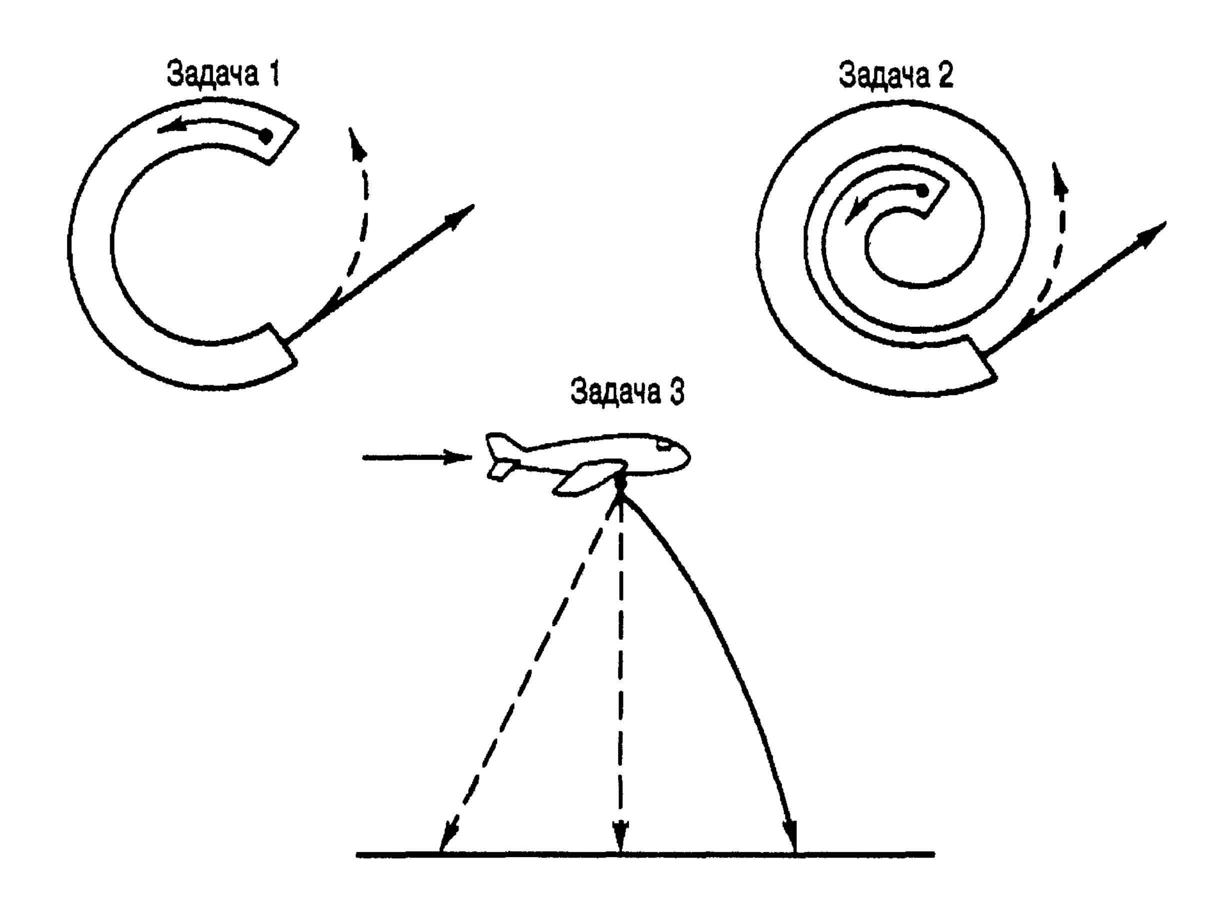


Рис. 8.16. Прогнозирование траектории движения объектов. Правильное решение задач (сплошные стрелки) и наиболее распространенные ошибки (пунктирные стрелки). (*Источники*: McCloskey, 1983a; Kaiser, Proffitt & McCloskey, 1985; McCloskey, Caramazza & Green, 1980)

В ходе бесед, проведенных с испытуемыми после эксперимента, выяснилось, что причина неправильных ответов — не зрительные искажения или перцептивная предвзятость, а исключительно их наивные представления о движении. Основное заблуждение участников эксперимента базировалось на вере в то, что предмет, который «заставили» двигаться в изогнутой трубе, приобретает «момент движения», или импульс, «заставляющий» его продолжать криволинейное движение и после выхода из трубы даже тогда, когда он не испытывает никакого внешнего воздействия. А это значит, что траектория движения станет прямолинейной только после того, как постепенно «израсходуется» импульс. Мак-Клоски считает источником этих наивных представлений о движении, которые полностью соответствуют представлениям классической физики, доньютоновскую теорию импетуса («перводолчка»), господствовавшую в Средние века (McCloskey, 1983a). Согласно этой теории, приведенный в движение объект приобретает силу, или импульс, который и поддерживает его движение. Этот импульс постепенно истощается, что вызывает сначала замедление движения, а затем и полную остановку объекта

Дополнительные доказательства того, что неверные ответы явились результатом наивных представлений, а не проблем перцептивного характера, основаны на следующем: испытуемые *узнавали* правильные траектории движения объектов, когда ситуации, аналогичные описанным в задачах 1 и 2 (рис. 8.16), были предъявлены им в видеозаписи (Kaiser, Proffitt & Anderson, 1985). Когда испытуемым показывали разные, прямолинейные и криволинейные, траектории движения мяча, выпущенного из изогнутой трубы, практически все выбрали правильную траекторию. Как наиболее естественный путь они воспринимали правильную прямолинейную траекторию, а не ошибочную, криволинейную, которую нередко предсказывали на основании стационарных репрезентаций

Известны также и неверные прогнозы относительно падающих объектов, которые могут быть основаны на перцептивных процессах. Задача 3 на рис. 8.16 касается самолета, летящего на определенной высоте с постоянной скоростью и сбрасывающего на землю какой-то предмет. Нужно определить траекторию полета этого предмета с момента его отделения от самолета до приземления. На рисунке представлены и правильный ответ, и два наиболее распространенных ошибочных ответа. Правильный ответ таков: падая по параболической траектории, объект будет продолжать двигаться вперед. Одно из объяснений наиболее распространенных ошибок заключается в зрительной иллюзии, основанной на многочисленных наблюдениях над объектами, падающими из движущихся предметов по прямой. (McCloskey, 1983a, 1983b; Kaiser et al., 1985; McCloskey, Washburn & Felch, 1983). Когда человек на бегу или на ходу роняет что-либо, он сам играет роль системы координат, относительно которой воспринимается упавший предмет (это явление тесно связано с описанным выше *индуцированным* движением и имеет отношение к явлению, представленному на рис. 8.9). Иными словами, падение предмета воспринимается на фоне подвижной системы координат — идущего или бегущего человека. Поэтому движение объекта *относительно* движущегося фона может быть ошибочно воспринято как движение относительно стационарного фона и интерпретировано вследствие этого как его, объекта, абсолютное движение. Мы видим, что предмет, который уронил идущий человек, падает прямо вниз *относительно идущего человека,* и можем ошибочно решить, что траектория падения этого предмета — прямая линия. Как правило, неверные суждения о траекториях движения уроненных или сброшенных предметов возникают в результате многократных наблюдений за перемещением объектов относительно двигающейся (подвижной) системы координат (Kaiser et al., 1985).

Выводы

В этой главе мы рассказали о восприятии различных форм реального и кажущегося движения. В восприятии реального движения участвуют две независимые друг от друга системы: «изображение–сетчатка» и «глаз–голова». Мы также рассказали о роли «утечки сигналов», или упреждающих сигналов во время произвольных движений глаз для системы «глаз–голова». Обсуждая эти вопросы, мы обратили основное внимание на перцептивное различие между изменениями ретинального изображения, вызванными физическим, реальным движением окружающих объектов, и изменениями, причиной которых являются произвольные движения глаз.

Мы описали восприятие движения, являющееся результатом оптической стимуляции нескольких типов, единственное в своем роде восприятие биологического движения человека и информацию, которую оно в себе несет. Были также обсуждены разные формы искажения восприятия физического движения: кинетический эффект глубины, анортоскопическое восприятие, индуцированное движение и стереоэффект Пульфриха.

Затем мы рассмотрели кажущееся движение — восприятие движения в отсутствие физического движения, обратив основное внимание на стробоскопическое движение. Мы рассмотрели связь стробоскопического движения с движением,

запечатленным на кинопленке, и объяснили восприятие кинофильмов с позиций инерционности зрительной системы и распознавания последовательности изменений отличительных признаков, переходящих из кадра в кадр. В этом контексте было дано объяснение эффекта обратного вращения колеса. Нами была также рассмотрена и еще одна форма восприятия кажущегося движения, автокинетический эффект, возникающий при восприятии пространственного контекста с двойственными признаками глубины, и эффекты последействия, возникающие в результате восприятия некоторых форм движения.

Заключительный раздел главы посвящен преимущественно прогнозированию возможных траекторий физического движения. Неправильное прогнозирование одних траекторий является результатом ложных представлений о природе физического движения, а неправильное прогнозирование других — следствием субъективного восприятия движения — зрительной иллюзии, причиной которой, скорее всего, является индуцированное движение.

Ключевые слова

Автокинетическое движение
Акинетопсия
Анортоскопическое восприятие
Афферентные сигналы
Биологическое движение
Индуцированное движение
Кажущееся движение
Кинематограф (движущиеся картины)
Кинетический эффект глубины
Паттерны оптического потока
Сетчаточная экспансия
Система восприятия движения «глаз—голова»
Система восприятия движения «изображение—сетчатка»
Стереоэффект Пульфриха
Стробоскопическое бета-движение
Теория упреждения сигнала
Траектория движения
Упреждающий сигнал (утечка сигнала)
Центральный блок сравнения сигналов
Эффект последействия движения (ЭПД)
Эфферентный сигнал

Вопросы для проверки усвоения материала

1. Какое значение для выживания биологических видов имеет восприятие движения? Какую информацию об окружающем мире дает наблюдение за движущимися предметами?
2. Сравните две системы восприятия движения — систему «изображение—сетчатка» и систему «глаз—голова». При каких условиях каждая из них играет главную роль?
3. Объясните, почему окружающий мир остается стабильным, когда глаза совершают произвольные движения. Почему искусственно вызванное движение глазного яблока вызывает кажущееся движение того, что находится в поле зрения? Отвечая на этот вопрос, отметьте роль упреждающих сигналов (утечки сигнала)

4. Назовите основные паттерны изменений в сетчаточном образе, связанных с перемещением объекта или наблюдателя. Отвечая на этот вопрос, не забудьте про паттерны оптического потока.
5. Что такое биологическое движение? Какую информацию оно несет в себе? Какие стимульные факторы наиболее информативны?
6. Что такое кинетический эффект глубины? Как восприятие движения предмета может помочь восприятию его формы?
7. Что такое анортоскопическое восприятие? Как форма отверстия, через которое смотрит наблюдатель, влияет на восприятие им формы стимулов, двигающихся позади этого отверстия?
8. Что такое индуцированное движение и как его можно продемонстрировать? Какие особенности связи объекта и фона способствуют индуцированному движению?
9. Объясните эффект маятника Пульфриха. Какую роль в этом феномене играет задержка сигналов, поступающих от сетчатки в мозг? Объясните, почему при этом возникает такой паттерн визуальных сигналов, который обычно возникает при восприятии реальной глубины.
10. Что такое кажущееся движение? Стробоскопическое движение? Чем кажущееся движение отличается от индуцированного? Какие факторы играют решающую роль в возникновении кажущегося движения?
11. Почему восприятие кинофильма может быть названо восприятием усложненной формы стробоскопического движения? Чем объясняется кажущаяся непрерывность кинофильма, состоящего в действительности из отдельных кадров?
12. Объясните, почему при просмотре кинофильма на большом экране или по телевизору иногда кажется, что колеса со спицами катятся назад, хотя на самом деле транспортное средство едет вперед.
13. Чем автокинетическое движение отличается от индуцированного? Какая связь между автокинетическим движением и усталостью глазных мышц, вызванной продолжительной фиксацией взгляда?
14. Как можно продемонстрировать эффект последействия движения? Приведите несколько наиболее характерных примеров.
15. Перечислите некоторые заблуждения, касающиеся прогнозирования траектории движения объектов и основанные на форме предметов, из которых они выпущены. В какой мере эти заблуждения игнорируют закон инерции? Какого рода ошибки совершаются при прогнозировании траектории падения объекта с движущегося транспортного средства? Какую роль в этих ошибках играет индуцированное движение?

ГЛАВА 9

Восприятие пространства: монокулярное и бинокулярное зрение

Эта и последующая главы посвящены исключительно важной функции зрения — восприятию пространства. В результате эволюции зрительная система приобрела способность пользоваться преимуществами бинокулярного зрения — воспринимать и локализовать в пространстве объекты и поверхности. Чтобы убедиться в справедливости этих слов и в том, насколько важна такая возможность, достаточно оглянуться вокруг. Как правило, мы видим, что окружающие нас предметы имеют определенную форму и размер, что они определенным образом ориентированы в трехмерном пространстве по отношению друг к другу и к наблюдателю.

То, что визуальный мир обычно воспринимается нами как определенным образом организованный и стабилизированный в трехмерном пространстве, — результат эволюционного развития зрительной системы. Однако понимание того, как именно происходит восприятие трехмерного пространства, представляет серьезную проблему. Как вообще можно почувствовать трехмерность пространства, если и сама сетчатка, и спроецированные на нее изображения — преимущественно двухмерные поверхности? Как зрительная система «достраивает», или выявляет, третье измерение? Частично ответ на этот вопрос дает сам характер стимуляции сетчатки. Например, мы видим, что одни поверхности более яркие, чем другие; проекции разных объектов занимают разные по величине участки наших сетчаток и видны по-разному — некоторые объекты видны полностью, а некоторые — лишь частично, потому что заслонены другими объектами. Ретинальное изображение несет в себе информацию, или признаки, позволяющую нам воспринимать трехмерное пространство. Некоторые из этих признаков воспринимаются одним глазом, а для восприятия других требуется совместная работа обоих глаз.

В этой главе мы расскажем именно о таких пространственных признаках, а также о тех процессах и механизмах зрительной системы, которые позволяют нам воспринимать окружающий мир — взаимное расположение в поле нашего зрения различных поверхностей и объектов определенной формы, которые покоятся на этих поверхностях и находятся на разном удалении от нас и на разной глубине. Кроме того, поскольку восприятие размера объекта непосредственно связано с восприя-

тием глубины и удаленности, мы также обсудим некоторые факторы, влияющие на кажущийся размер.

Монокулярные пространственные признаки

Пространственные признаки, которые могут восприниматься не только двумя, но и одним глазом, называются **монокулярными признаками**. Большинство монокулярных пространственных признаков *статичны* (т. е. это те признаки пространства, которые воспринимаются при условии, что и наблюдатель, и находящиеся в поле его зрения объекты неподвижны), но есть и такие признаки, которые проявляются только тогда, когда либо есть движение (наблюдателя, окружающих предметов или того и другого), либо тогда, когда изменяется характер движения глазных, или окуломоторных, мышц. Восприятие неподвижных сцен, фотографий и иллюстраций, так же как и восприятие произведений живописи и графики, основано на статичных монокулярных признаках, которые называются **пикторальными**, или картинными, признаками и передают глубину и расстояние изобразительными средствами, т. е. создают иллюзию объема на такой двухмерной поверхности, какой является, например, фотография.

Интерпозиция (частичное загораживание)

Интерпозицией, или **частичным загораживанием**, называется неполная маскировка, или перекрывание, одного объекта другим. Если один объект частично закрыт другим, наблюдателю кажется, что тот объект, который виден целиком, находится на более близком расстоянии. Примеры загораживания представлены на рис. 9.1.

Интерпозиция дает больше информации об относительной удаленности, когда речь идет о знакомых объектах. В качестве статического пикториального признака она очень эффективна, но с ее помощью можно составить представление только об относительной *глубине*. Интерпозиция свидетельствует не об абсолютной глубине или удаленности объектов, а лишь об их относительной удаленности от наблюдателя.

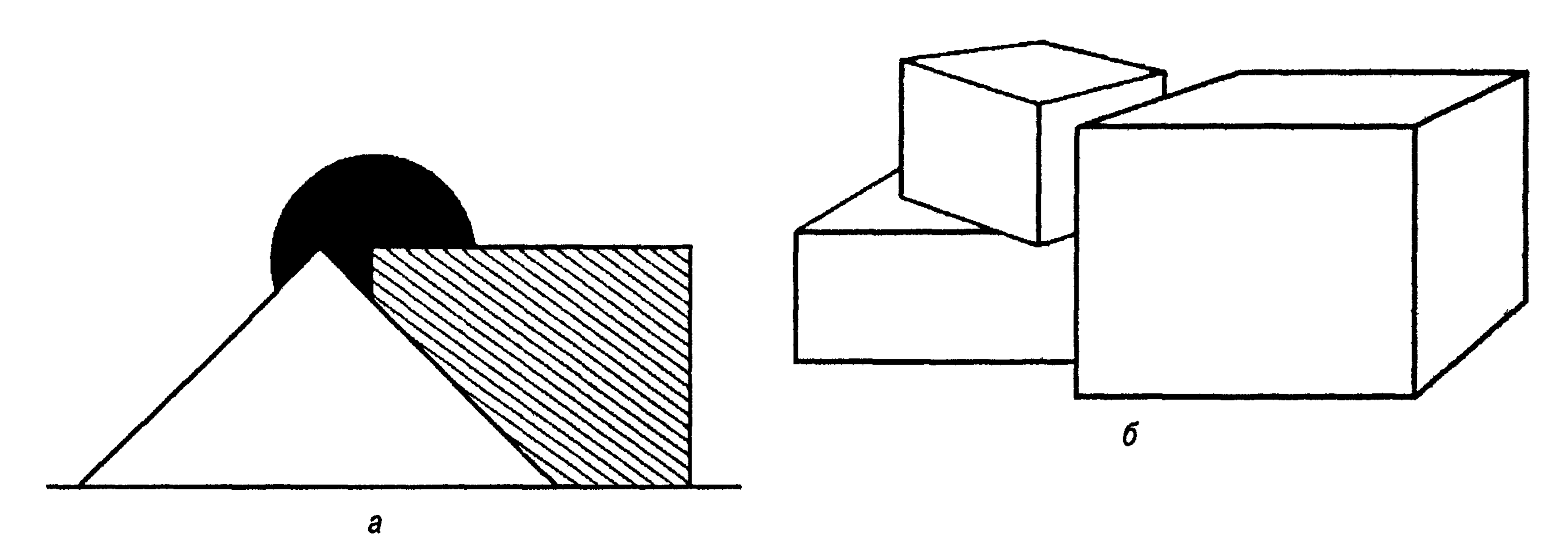


Рис. 9.1. *а* – круг лежит за прямоугольником, который, в свою очередь, частично закрыт треугольником. *б* – восприятие взаимного расположения линий, образующих геометрические поверхности трехмерных форм, основано на интерпозиции

Воздушная перспектива

Как правило, рассматривая какой-либо пейзаж, мы менее четко видим те предметы, которые удалены от нас, чем те, которые находятся поблизости. Этот монокулярный источник информации, называемый **воздушной перспективой**, является следствием влияния на свет мельчайших частиц, содержащихся в атмосфере. Свет, проходя через атмосферу, содержащую взвешенные твердые частицы, пары́ воды и прочие примеси, рассеивается, что приводит к уменьшению четкости деталей и светимости ретинальных изображений объектов. Поскольку свет, который отражается от более удаленных предметов, проходит более длинный путь в атмосфере, нежели свет, который отражается от предметов, расположенных ближе к наблюдателю, более удаленные предметы воспринимаются менее четко, и чем дальше от наблюдателя они находятся, тем сильнее проявляется этот эффект «дымки». Воздушная перспектива может служить признаком удаленности или глубины, и прежде всего в тех случаях, когда речь идет об очень удаленных предметах (фотография, на которой кажущаяся удаленность передана с помощью воздушной перспективы, представлена на рис. 9.13).

Благодаря воздушной перспективе удаленные предметы меньше контрастируют с фоном, чем предметы, расположенные поблизости. В (O'Shea et al., 1994; O'Shea & Govan, 1977) представлены экспериментальные данные, из которых следует, что стимулы, резко не контрастирующие с фоном, как правило, кажутся расположенными дальше, чем стимулы, контраст которых с фоном выражен более четко. Следовательно, кажущийся контраст является источником пространственной информации. А это значит, что поддающаяся оценке информация о кажущейся глубине и удаленности, которую можно получить с помощью воздушной перспективы, определяется уменьшением контрастности в результате увеличения расстояния, с которого ведется наблюдение. Теперь понятно, почему в ясную погоду такие крупномасштабные объекты, как здания или горы, кажутся менее удаленными, чем в пасмурный день.

Затененность и светимость

Как правило, наибольшей светимостью обладает та поверхность, которая ближе к источнику света. По мере удаления от источника света светимость поверхностей уменьшается и возрастает их затененность. Чередование света и тени также способствует восприятию глубины отграниченных поверхностей. Посмотрите на выпуклости и неправильной формы впадины, изображенные на рис. 9.2, а затем поверните рисунок на 180°. То, что прежде воспринималось как выпуклость, станет казаться впадиной, и наоборот.

Мы привыкли к тому, что свет падает сверху (солнце, люстры). И продолжаем так думать, даже повернув рисунок на 180°, в результате чего выпуклости и впадины меняются местами. Освещенные и затененные участки плоской картины являются потенциальными источниками информации о глубине (Berbaum, Bever & Chung, 1983, 1984; Berbaum, Tharp & Mroczek, 1983).

К трем годам дети уже привыкают к тому, что свет падает сверху, и на основании освещенности умеют отличать выпуклости от вогнутостей (т. е. возвышения от углублений) (Benson & Yonas, 1973; Yonas et al., 1979). Более того, цыплята,



Рис. 9.2. Свет и тень в качестве признаков глубины

Если рисунок повернуть на 180°, выпуклости и углубления поменяются местами (то, что прежде было выпуклостью, станет впадиной, и наоборот)

подобно людям, реагируют на раздражители так, как будто они освещены светом, падающим сверху, и эта реакция позволяет предположить, что если их способность интерпретировать затененность и светимость как пространственный признак не является врожденной, то уж во всяком случае развивается на очень ранних стадиях филогенеза (Hershberger, 1970).

Успешное использование светотени в живописи для создания эффекта глубины иллюстрируется репродукцией одной из работ Вермеера (цветная вклейка 15).

Искусство Вермеера — пример мастерского использования светотени для создания эффекта глубины на плоской поверхности.

Затененность и форма. Правильная интерпретация наблюдаемой затененности и светимости поверхности может также явиться источником информации о *форме* объектов (Berbaum et al., 1984; Kleffner & Ramachandran, 1992). Как правило, если трехмерный объект освещен светом от единственного источника, взаимное расположение затененных и освещенных участков подчиняется определенным

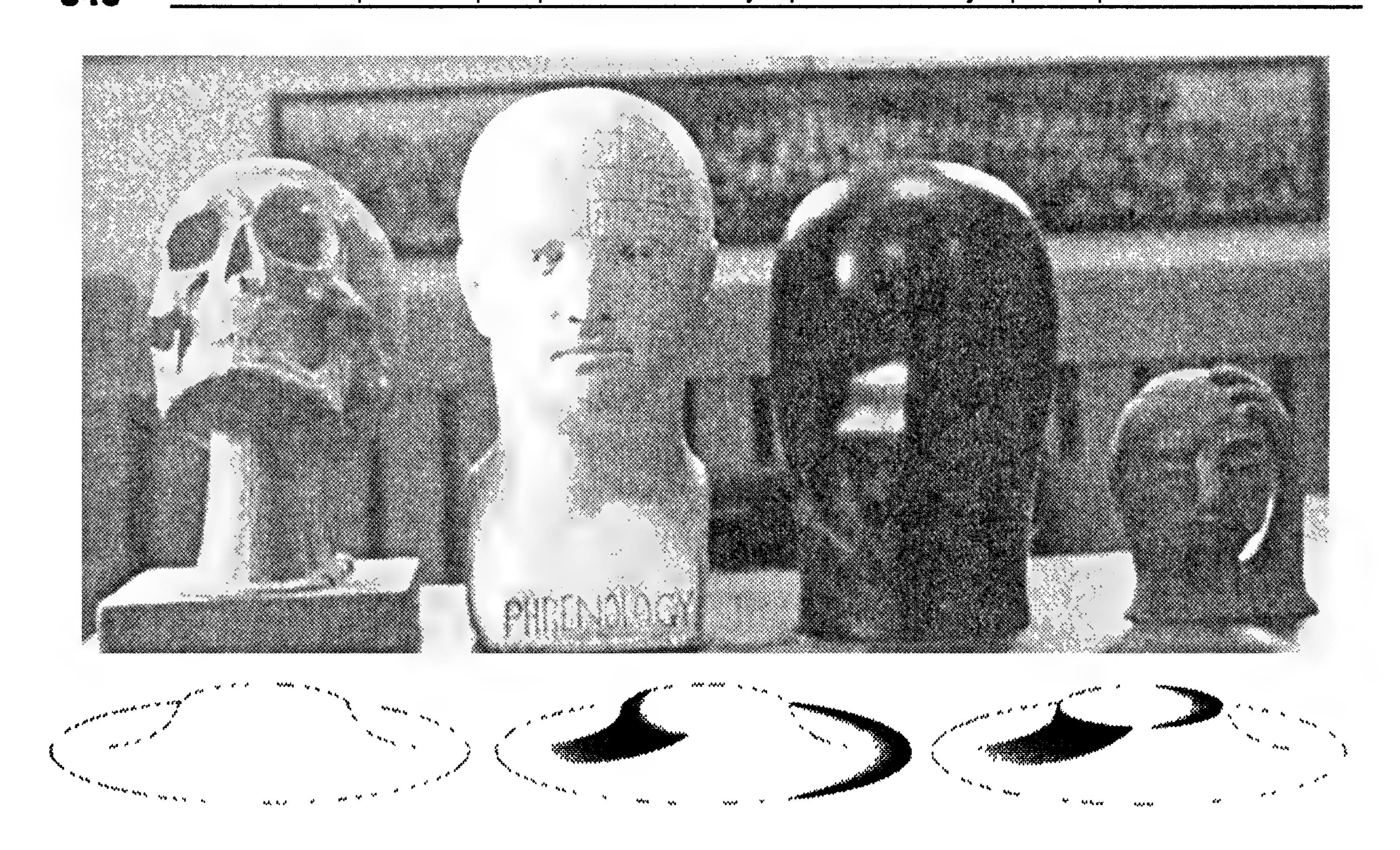


Рис. 9.3. Затененность и форма

Верхний ряд – фотография нескольких знакомых и незнакомых (трехмерных) объектов, затененность которых способствует распознаванию их формы. Нижний ряд – три рисунка, показывающих, что изменение взаимного расположения освещенных и затененных участков оказывает заметное влияние на восприятие формы объекта. На всех трех рисунках изображен один и тот же предмет. Тень на центральном рисунке подчеркивает выпуклость, однако, как следует из правого рисунка, тот же самый контур, но с другим расположением светотени, воспринимается как впадина, или кратер. (Верхний рисунок предоставлен Харви Шиффманом, нижний взят из работы Wyburn, Pickford & Hirst, 1964)

общим закономерностям. Поскольку те поверхности, которые расположены ближе к источнику света, оказываются наиболее освещенными, форма объекта влияет на чередование освещенных и затененных участков. В результате этого поверхности, обращенные к источнику света, кажутся светлее, а противоположные им — темнее (рис. 9.3).

Кроме того, характер распределения света и тени на объекте способствует восприятию свойств его поверхности. Так, постепенный переход от света к тени может быть признаком ее искривления, а внезапный, резкий переход от света к тени — свидетельством таких изменений, как острый край или угол. Затененность является основным источником пространственной информации. Возможно, следует согласиться с Клеффнером и Рамачандраном, которые полагают, что есть специальные нейроны, «вычленяющие» из затененности информацию о форме (Kleffner & Ramachandran, 1992).

Элевация

Как правило, линия горизонта располагается в поле зрения выше (по вертикали), чем передний план. Соответственно если в поле зрения наблюдателя на разной высоте находятся два объекта и ему кажется, что они оба лежат *ниже* линии гори-

зонта, то более удаленным ему будет казаться тот объект, который располагается выше. **Элевация** (иногда также называемая *высотой расположения в поле зрения)* может играть определенную роль в восприятии как относительной, так и абсолютной удаленности (Wallach, O'Leary & McMahon, 1982). Она также выступает и в качестве пространственного признака, когда речь идет о восприятии плоскостных изображений, создатели которых стремились передать эффект глубины (Berbaum, Tharp & Mroczek, 1983).

Линейная перспектива

Восприятие глубины на основании плоскостного изображения в значительной мере облегчается за счет использования **линейной перспективы** (нередко называемой просто *перспективой*). Линейная перспектива предполагает планомерное уменьшение величины удаленных предметов и расстояний между ними. Изображение объемной сцены претерпевает такое же превращение, как и при проецировании на сетчатку (рис. 9.4).

Типичный пример линейной перспективы — железнодорожные рельсы — представлен на рис. 9.5.

Хотя рельсы параллельны, кажется, что вдали они сходятся в некой точке, которая называется *точкой схода.* Другой пример сходящихся в перспективе параллельных линий представлен на рис. 9.6.

Обратите внимание на то, что более удаленные концы досок кажутся у́же. Художественное впечатление от линейной перспективы, использованной необычным образом, иллюстрируется рис. 9.7.

История линейной перспективы как приема, используемого в изобразительном искусстве, противоречива. В настоящее время общепризнано, что создателем теории линейной перспективы был живший в XV в. итальянский скульптор и архитектор Брунеллески (Janson, 1962; Lynes, 1980), а его последователь Альберти придал ей формальную завершенность (Fineman, 1981; Kubovy, 1986).

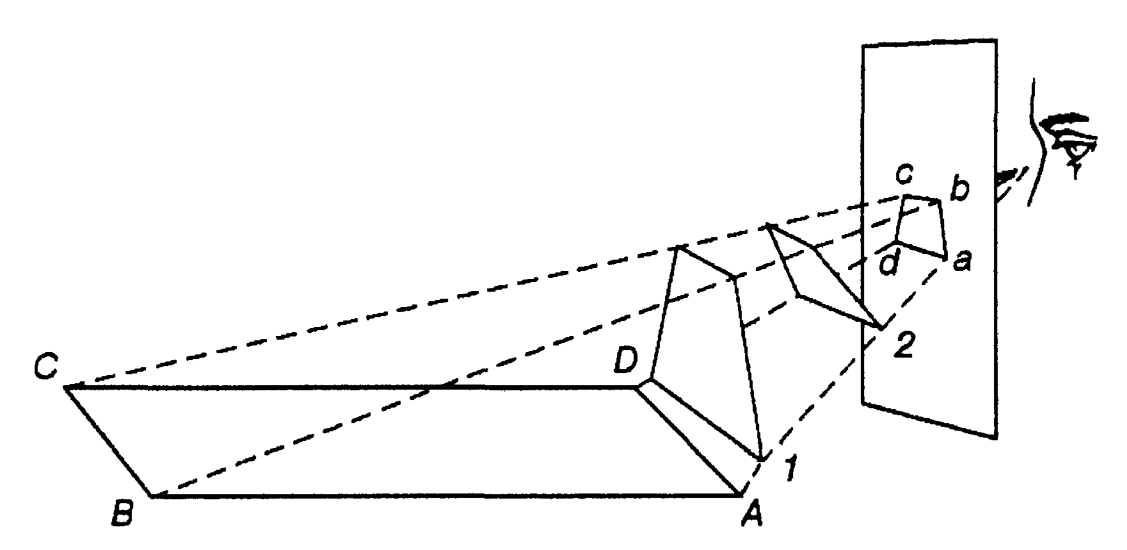


Рис. 9.4. Изображение прямоугольника представлено на плоскости картины в перспективе

Двухмерная проекция прямоугольника *ABCD* представлена на плоскости картины в виде трапеции *abcd*. Расстояния, отделяющие наиболее удаленные друг от друга элементы прямоугольника (сегмент *BC*), при проецировании на плоскость уменьшаются (*bc*). Обратите внимание на то, что поскольку глаз воспринимает стимул как двухмерный (что и показано на плоскости картины), ретинальные изображения неограниченного числа трехмерных форм (формы 1, 2 и т. д.) будут одинаковыми. (*Источник*: Hochberg, 1964)

Рис. 9.5. Быть может, самая известная и поразительная особенность линейной перспективы – кажущееся схождение параллельных железнодорожных рельсов. Расстояние между рельсами одинаково на всем их протяжении, но соответствующие сетчаточные изображения, а следовательно и кажущиеся расстояния между уходящими вдаль рельсами, уменьшаются

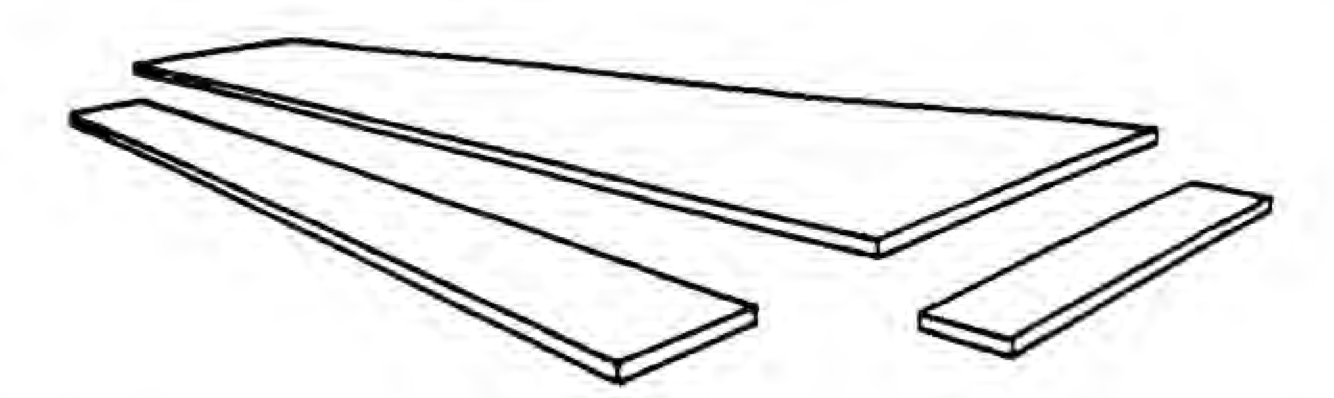
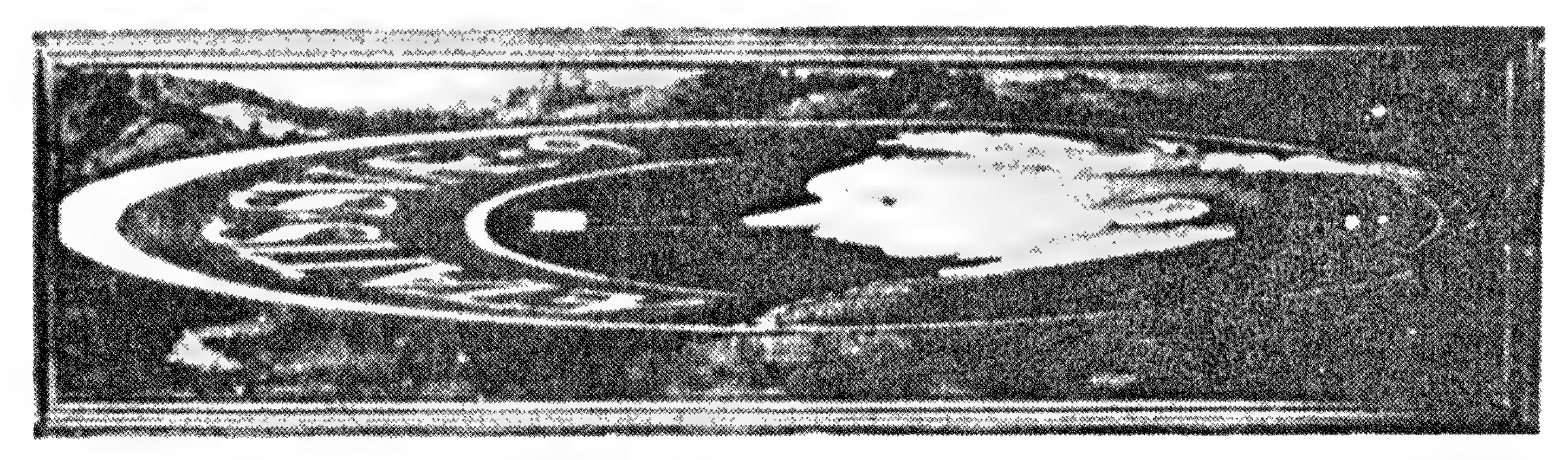
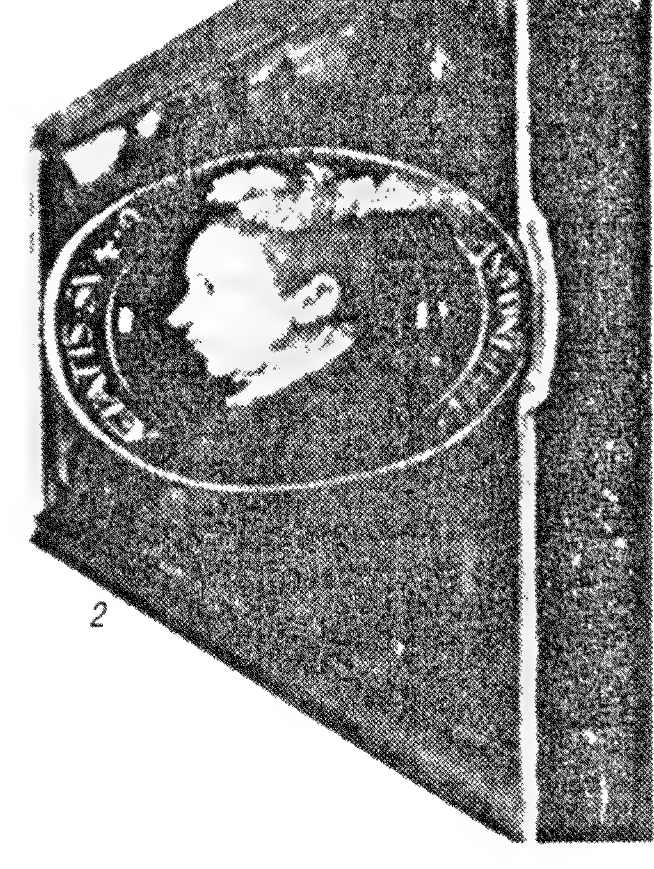


Рис. 9.6. Доски, нарисованные в перспективе

Более удаленные от наблюдателя концы досок кажутся уже, хотя доски имеют прямоугольную форму и их ширина одинакова по всей длине



1



2

Рис. 9.7. Необычное использование перспективы художником

1. Портрет Эдуарда VI исполнен в XVI в. Уильямом Скротсом с нарушением закона перспективы. Если смотреть на него сбоку, через выемку в раме, искажение устраняется (2). Вы сами сможете добиться аналогичного эффекта, если приподнимите край страницы и посмотрите на портрет сбоку

Градиент текстуры

Многим естественным (покрытым травой или деревьями) и искусственным (дорогам, полам, тканям) поверхностям свойственна определенной формы микроструктура, обычно воспринимаемая как зернистость, или текстура. Согласно представлениям Гибсона (Gibson, 1950), плотность подобных текстур изменяется непрерывно, т. е. поверхностям присущ определенный *градиент* текстуры, который в зависимости от физического взаиморасположения этих объектов и поверхностей, определяет структуру отражаемого ими оптического потока. Иначе говоря, когда мы смотрим на какую-либо текстурированную поверхность, по мере ее удаления от нас ее текстура начинает казаться более тонкой, а образующие ее элементы — относительно мелкими и теснее примыкающими друг к другу, или *более уплотненными*. Точно так же, как и в случае с линейной перспективой, кажущаяся величина элементов и промежутков между ними с увеличением расстояния уменьшается. В соответствии с этим восприятие такой текстурированной поверхности, как природный ландшафт, дает возможность достаточно надежно оценить удаленность (Sinai et fl., 1998).

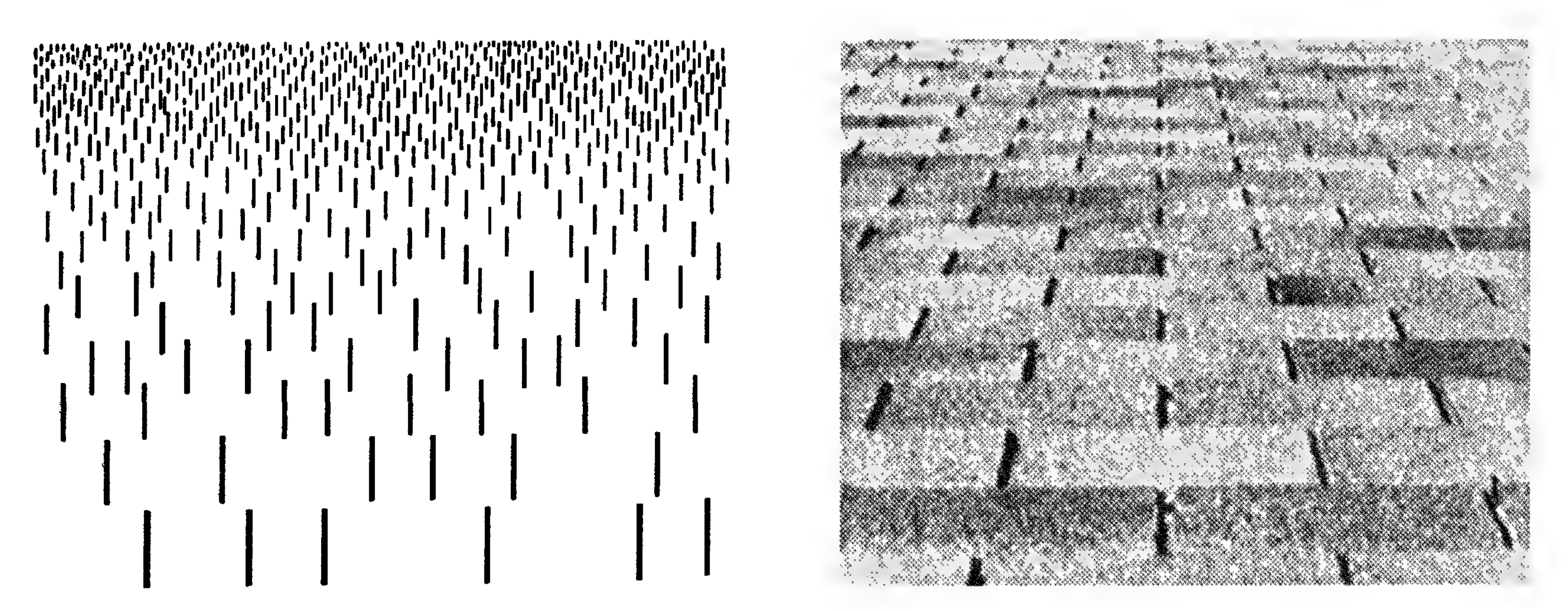


Рис. 9.8. Примеры градиентов текстуры. Эти градиенты создают впечатление глубины или удаленности на плоской поверхности

На основании информации о текстуре таких плоских поверхностей, как на фотографиях, можно также судить о глубине и удаленности (Gibson & Bridgeman, 1987; Todd & Akerstrom, 1987). Сказанное иллюстрирует рис. 9.8, на котором представлены два примера изменений текстуры, называемых **градиентом текстуры**. Градиент, или постепенное изменение величины, формы или пространственного расположения элементов, образующих паттерн текстуры, дает нам информацию об удаленности.

На рис. 9.9, *а* показано изменение текстуры *xy* — проекции на сетчатке лонгитюдной поверхности *XY*: вблизи *x* располагаются более крупные, четко выраженные элементы, а вблизи *y* — более тонкие, плотнее примыкающие друг к другу элементы. Благодаря градиенту текстуры, отраженному в образе на сетчатке, наблюдателю кажется, что он смотрит на удаляющуюся поверхность.

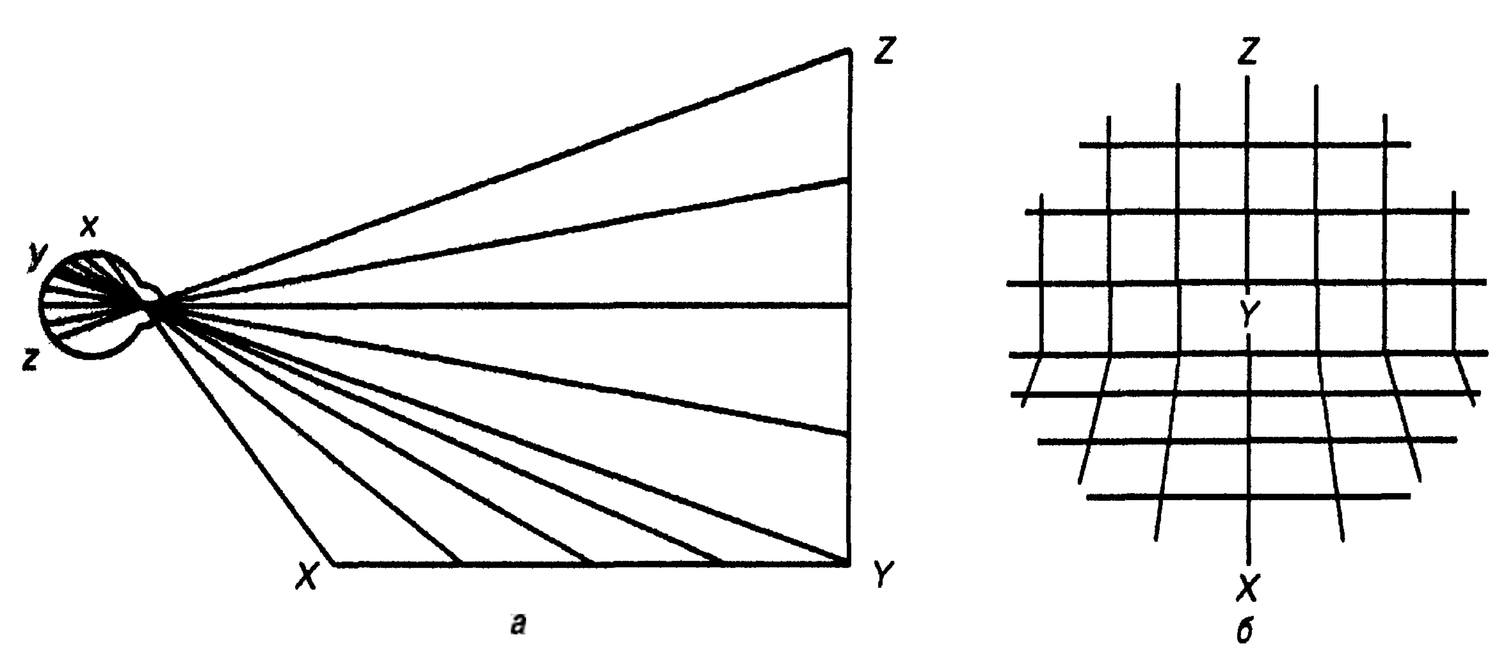


Рис. 9.9. Два вида оптических проекций лонгитюдной и фронтальной поверхностей

а – текстура ретинальной проекции *xy, лонгитюдной поверхности XY* имеет определенный градиент, и образующие ее элементы изменяются от более крупных и грубых до более мелких и тонких. Ретинальное изображение *yz* фронтальной поверхности *YZ*, находящейся прямо перед наблюдателем, *изоморфно*. *б* – второй вид оптических проекций поверхностей *XY* и *YZ*. Проекция текстуры поверхности *XY*, имеющей определенный градиент, воспринимается как «пол»; проекция изоморфной текстуры поверхности *YZ* воспринимается как «стена». (*Источник*: Gibson, 1950)

Глаз воспринимает изменение текстуры поверхности *XY* как происходящее с постоянной скоростью. Ретинальное изображение фронтальной поверхности *YZ*, перпендикулярной направлению взгляда, отличается от проекции поверхности *XY*: она не имеет градиента текстуры, т. е. изоморфна, поскольку все элементы находятся на равном удалении от глаза. Следовательно, паттерн *YZ*, которому соответствует изображение на сетчатке *yz* (рис. 9.9, *а*), воспринимается как «стена», перпендикулярная паттерну *XY* – «полу» (рис. 9.9, *б*).

Как следует из рис. 9.10, роль изменения текстуры в качестве источника зрительной информации настолько велика, что даже простые двухмерные рисунки создают иллюзию пространства.

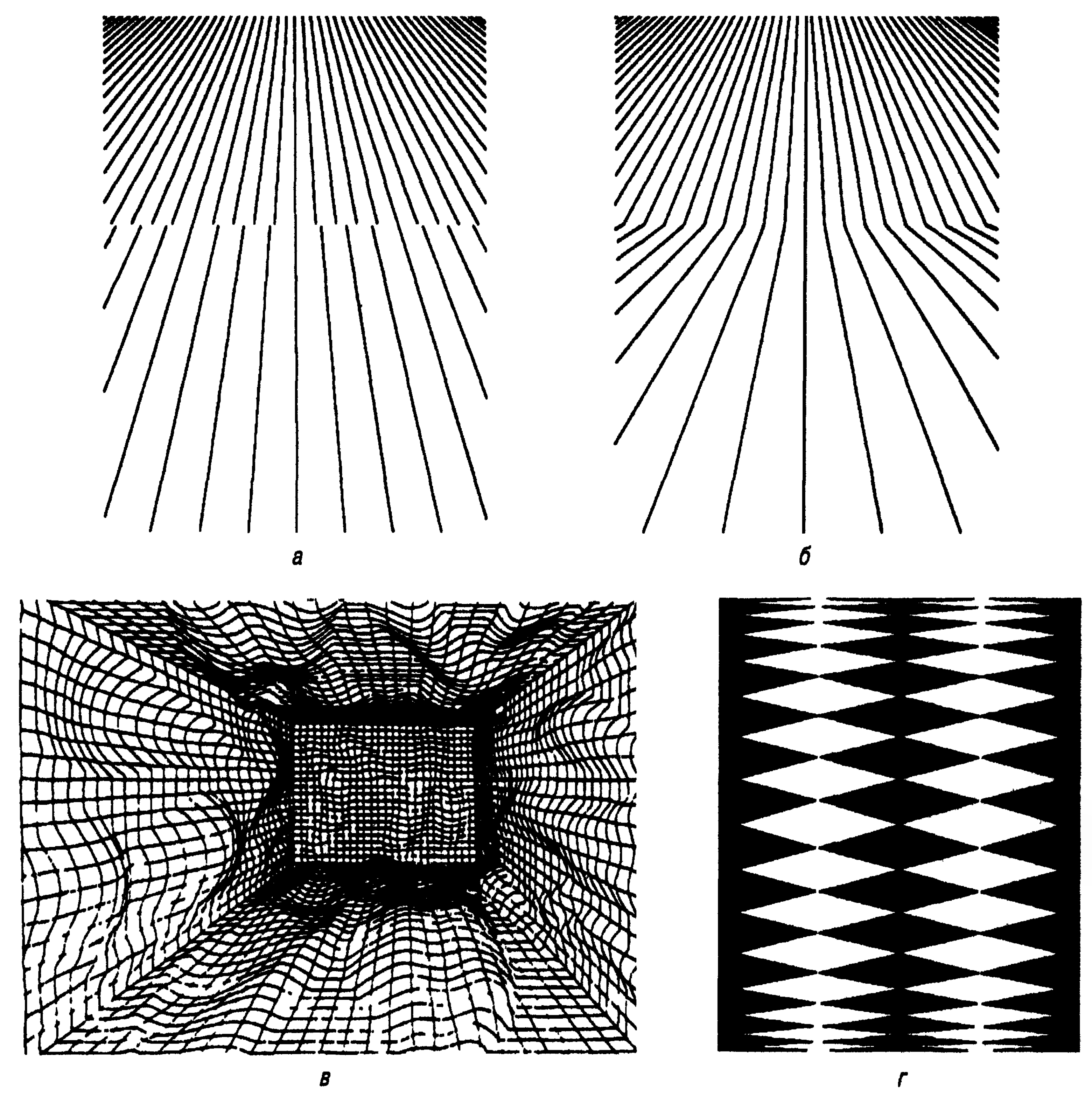


Рис. 9.10. Примеры кажущейся глубины, создаваемой постоянным и переменным градиентами текстуры

Изменение градиентов текстуры обозначает зрительно воспринимаемый обрыв *а* и угол *б*. Изменение градиента текстуры усиливает впечатление кажущейся глубины «сетчатой» или «проволочной» комнаты *в*. Незначительные изменения текстуры помогают идентифицировать эту форму как закругленную боковую поверхность барабана *г*

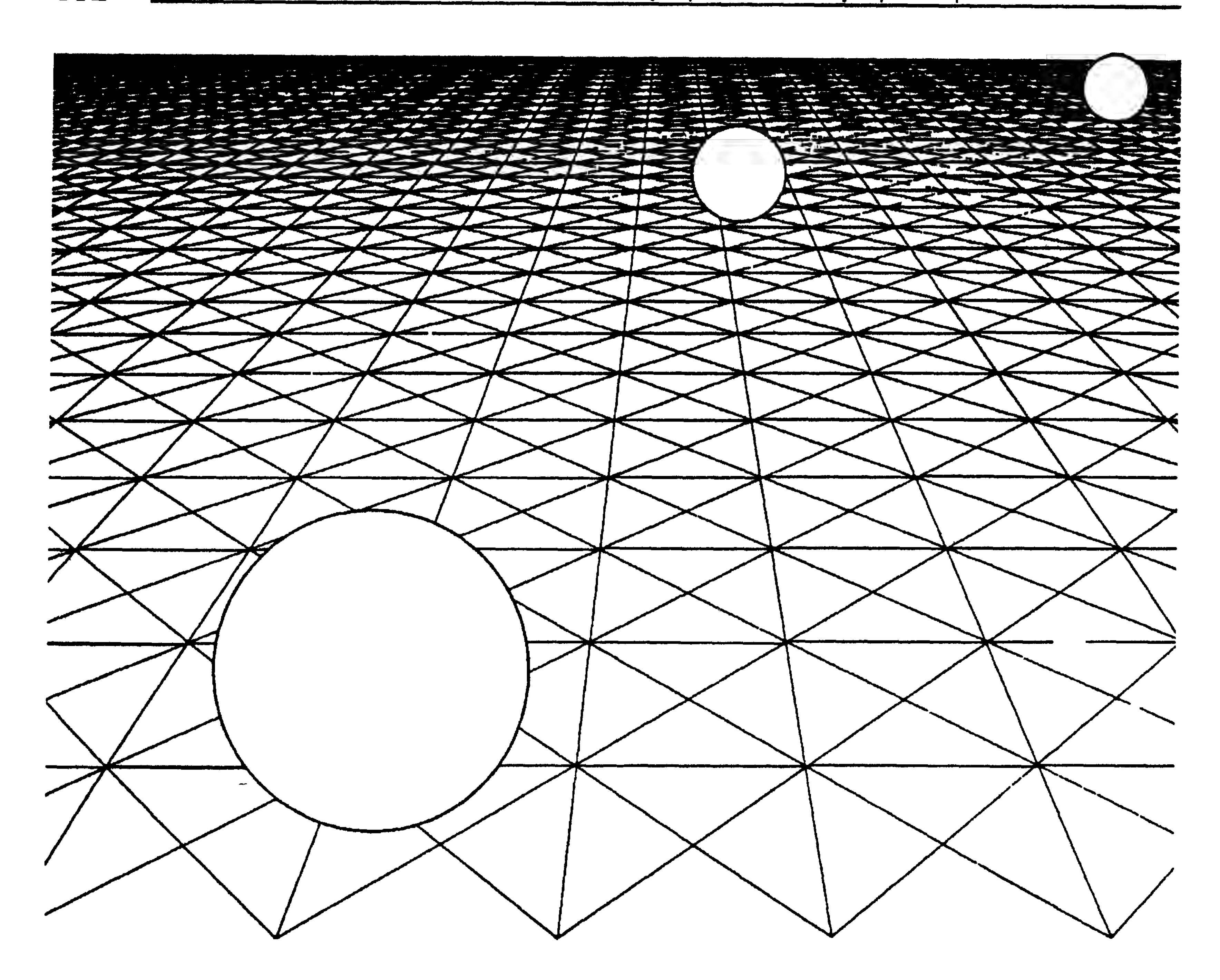


Рис. 9.11. Кажется, что диски расположены на разных фронтальных плоскостях

Поскольку они загораживают равное число текстурных единиц, кажется, что они равны по величине, но по-разному удалены от наблюдателя. Согласно представлениям Гибсона, это является следствием «правила равного числа элементов текстуры для равных участков поверхности» (Gibson, 1979). (*Источник*: U. Neisser. Processes of vision. *Scientific American, 219*, 1968, p. 204–205)

Примеры, представленные на рис. 9.10, свидетельствуют о том, что и прерывистость текстуры, и ее неравномерные изменения передают такие особенности поверхности, как искривленность, создают впечатление зрительного обрыва, а также являются источником информации о геометрии реальной поверхности объекта и ее наклоне относительно фронтальной линии наблюдателя.

Градиент текстуры наряду с интерпозицией и линейной перспективой может быть полезен при оценке кажущихся размеров объектов. Найссер отмечает, что увеличение плотности текстуры ретинального изображения, соответствующее увеличению расстояния от наблюдателя до объектов, дает «шкалу» для оценки величины последних (Neisser, 1968). В идеальном случае, когда все элементы текстуры идентичны, физически одинаковые объекты, загораживающие или покрывающие одинаковое число текстурных единиц (рис. 9.11), воспринимаются как равновеликие, хотя их ретинальные изображения отличаются по величине вследствие разной удаленности от наблюдателя.

Относительный размер

Признак удаленности, называемый **относительным размером**, применим в тех случаях, когда две похожие или идентичные формы разной величины рассматриваются одновременно или непосредственно одна за другой. В таких ситуациях больший по величине объект кажется расположенным ближе к наблюдателю (Hochberg, 1964). То, что относительный размер действительно является признаком удаленности, показано на рис. 9.12.

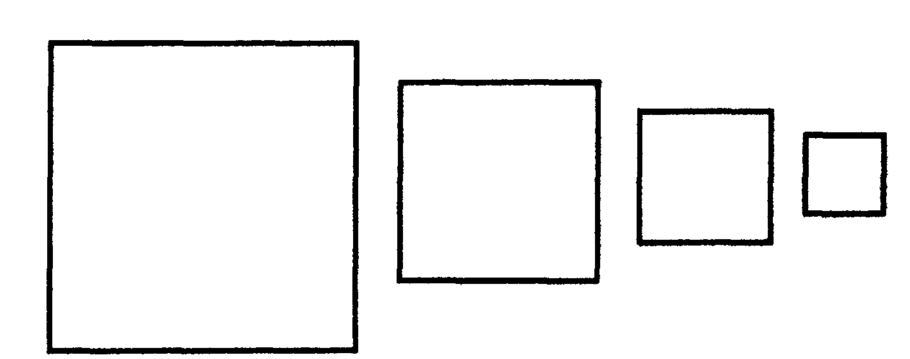


Рис. 9.12. Относительный размер

Изображения одинаковых по форме, но разных по величине объектов могут создать иллюзию глубины. Наблюдателю кажется, что бо́льшие по величине квадраты расположены ближе к нему, чем квадраты меньшего размера

Чтобы правильно интерпретировать этот признак удаленности, не требуется ни специального научения, ни опыта общения с объектами. Скорее, можно сказать, что в некоторых ситуациях изображения объектов одинаковой формы, но разного размера, — вполне достаточные стимулы для того, чтобы возникло ощущение глубины.

Пикторальное (картинное) восприятие

Линейная перспектива, градиент текстуры и относительная величина — все это частные случаи проявления общего принципа геометрической оптики применительно к связи между изображением на сетчатке и расстоянием от наблюдателя до объекта: величина ретинального изображения пропорциональна расстоянию от наблюдателя до объекта. Непосредственным следствием совместного действия этих статических монокулярных признаков является то, что при увеличении расстояния от объекта до наблюдателя изображение объекта на сетчатке уменьшается. Будучи учтенным при создании плоских, двухмерных композиций, этот принцип легко позволяет создать впечатление глубины и удаленности. Использование в фотографии или в живописи статичных монокулярных признаков, описанных выше, — интерпозиции, затененности и линейной перспективы — делает возможным **пикторальное (или картинное) восприятие** — восприятие глубины на основе плоскостного изображения (рис. 9.13).

Репродукция картины, представленная на рис. 9.14, тоже иллюстрирует восприятие глубины, но в ней представлена причудливая смесь пространственных признаков. Хотя некоторые из них использованы вполне корректно, другие, противоречащие друг другу признаки намеренно создают такие пространственные связи, которые в действительности невозможны.

Вторым фактором, способным влиять на восприятие глубины, является количество *деталей*, изображенных на картине. В реальной жизни чем дальше от нас находятся объекты, тем меньше деталей мы видим. Следовательно, и восприятие глубины на основании двухмерного изображения может быть усилено деталями предметов, которые кажутся лежащими на плоскости. Леонардо да Винчи называл градиент деталей картины «перспективой исчезновения» и считал, что «более удаленные от зрителя детали картины должны быть менее завершенными» (Bloomer, 1976, p. 83). Следовательно, коль скоро бо́льшая деталировка является признаком



Рис. 9.13. Восприятие глубины

Для восприятия этой фотографии, сделанной с высоты птичьего полета, важны различные статичные монокулярные признаки. Благодаря прежде всего воздушной перспективе элементы городского пейзажа, расположенные на переднем плане, кажутся более резко очерченными и воспринимаются более отчетливо, чем элементы на заднем плане

меньшего расстояния, художник может влиять на восприятие кажущейся удаленности, изменяя степень деталировки. Обратите внимание на то, что в картине Вермеера, репродукция которой представлена на цветной вклейке 15, эффект глубины усилен именно таким образом.

Прием, успешно используемый для создания эффекта глубины на фотографиях и в компьютерной графике, называется *размывкой*. Разная степень размытости различных участков изображения является эффективным средством влияния на восприятие глубины (Mather, 1996, 1997). Так, если один фрагмент композиции резко сфокусирован, а примыкающий к нему — размыт, зрителю будет казаться, что



Рис. 9.14. Гравюра Уильяма Хогарта «Искаженная перспектива» (1754) – пример сознательно неправильного использования художником некоторых статичных признаков глубины

Гравюра предназначалась в качестве иллюстрации для фронтисписа книги, и сопровождавшее ее описание роли перспективы достойно того, чтобы его привести: «Всякий, кто занимается гравюрой, не зная законов перспективы, рискует создать нелепицу, подобную той, что представлена на фронтисписе этой книги». Ясно, что в гравюре Хогарта помимо перспективы неверно использованы и другие признаки, в частности интерпозиция и относительный размер. (*Источник*: Corbis Images)

они лежат на разной глубине. Более конкретно эта мысль может быть выражена следующим образом: если между двумя участками проходит резкая граница, тот участок, который виден более отчетливо, кажется наблюдателю расположенным ближе к нему, а при размытой границе более близким будет казаться менее сфокусированный участок.

Восприятие глубины может быть усилено за счет подавления *плоскостных признаков*, т. е. за счет уменьшения объема информации о том, что зритель видит именно двухмерное изображение. Например, если смотреть на плоскую картину через свернутый в трубку лист бумаги, не только исключается влияние рамы картины,

но и менее заметными становятся признаки того, что картина — плоская поверхность. При этом значительно усиливается впечатление объемности, глубины того, что изображено на полотне (Schlosberg, 1941). Так, эффект глубины, создаваемый «Портретом молодого человека» Рембрандта, еще более усиливается, если смотреть на него через бумажную трубу (см. цветную вклейку 16). Как правило, *все,* что уменьшает впечатление от картины как от плоскостного, двухмерного изображения, усиливает восприятие заложенной в ней информации о глубине.

Описанные в этом подразделе пикториальные признаки — статические и монокулярные признаки, создающие эффект глубины на двухмерной, плоской поверхности. Восприятию глубины также способствуют и некоторые важные монокулярные источники информации о движении. Однако в отличие от статических признаков эти монокулярные признаки не могут быть представлены в двумерных изображениях. К ним относятся *монокулярный параллакс движения, естественная перспектива* и *аккомодация.*

Монокулярный параллакс движения

Монокулярный параллакс движения (от греческого слова *paralaxis* — перемена, изменение) — это монокулярный источник информации о глубине и взаимном расположении объектов в поле зрения, возникающий в результате перемещения наблюдателя или объектов. Более точное определение монокулярного параллакса движения таково: параллакс движения — это изменения во взаимном расположении ретинальных изображений объектов, лежащих на разном удалении от наблюдателя, вызванные поворотом его головы. Когда наблюдатель фиксирует свой взгляд на какой-нибудь точке, находящейся в поле зрения, а его голова совершает движение (пусть даже незначительное), ему начинает казаться, что объекты, лежащие ближе точки фиксации, перемещаются быстрее, чем более удаленные объекты. Короче говоря, ему кажется, что более близко расположенные предметы перемещаются быстрее, нежели более удаленные.

Кроме того, кажущееся направление движения близко расположенных объектов отличается от кажущегося направления движения удаленных объектов. Наблюдателю кажется, что объекты, расположенные ближе точки фиксации взгляда, перемещаются в направлении, противоположном направлению движения его головы, а направление движения объектов, лежащих за точкой фиксации, совпадает с направлением движения его головы. Следовательно, и относительная скорость, и направление воспринимаемого движения зависят от местоположения точки фиксации взгляда наблюдателя. Вместе эти параметры являются постоянно действующим источником информации о взаимном расположении объектов в поле зрения.

На рис. 9.15 схематически представлено изменение относительной скорости перемещения на сетчатке изображений близко расположенного (квадрат) и удаленного (круг) объектов при движении глаз справа (позиция 1) налево (позиция 2).

Когда глаза находятся в позиции 1, взгляд зафиксирован на точке *X*. Квадрат лежит перед точкой фиксации *X*, а круг — позади нее. Однако когда глаза слегка поворачиваются влево, с позиции 1 в позицию 2 (направление движения указано стрелкой), изображения близко расположенного квадрата и удаленного круга перемещаются по сетчатке на разные расстояния, а именно: если взгляд зафиксирован

на X, при движении глаз влево, на позицию 2, образ более близко расположенного квадрата проделает несколько больший путь по поверхности сетчатки, чем образ более удаленного круга. Как показано на рис. 9.15 (позиция 2), расстояние на сетчатке между образами точки фиксации X и квадрата больше, чем расстояние между образами X и круга. Следовательно, даже при незначительном изменении положения глаз изображение более близко расположенного объекта смещается по сетчатке на большее расстояние, в результате чего и перемещается в пределах поля зрения наблюдателя быстрее, чем удаленный объект. К тому же благодаря движению глаз образы близко расположенного и удаленного объектов перемещаются в разных направлениях (относительно точки фиксации взгляда X). Наблюдателю, зрение которого благодаря оптическим свойствам хрусталика приспособлено к «перевернутым» сетчаточным изображениям, кажется, что более близко расположенные предметы перемещаются в направлении, противоположном направлению движения глаз, а более удаленные — в том же направлении.

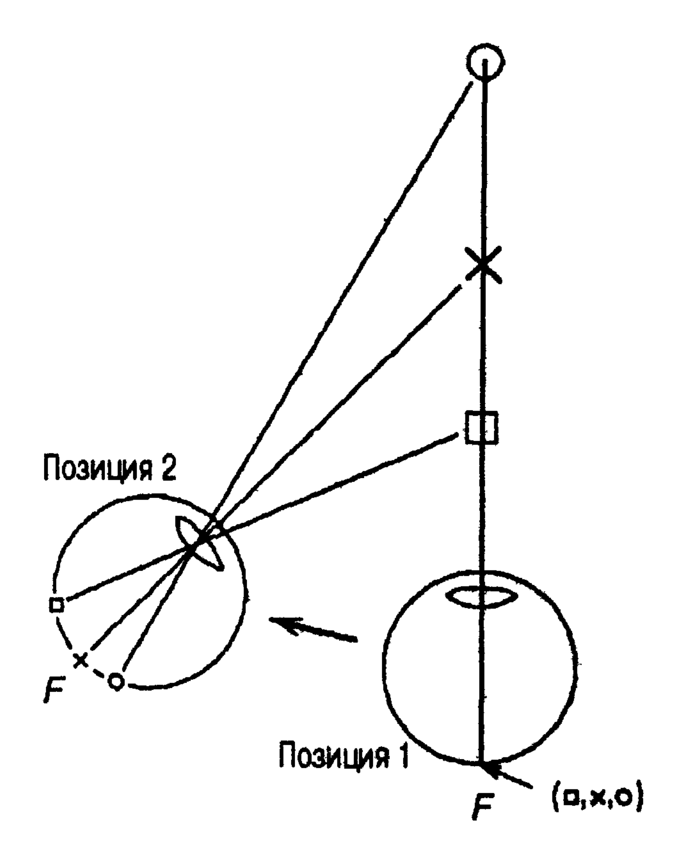


Рис. 9.15. Схема параллакса движения, описание см. в тексте

Хотя параллакс движения и кажется сложным признаком, на самом деле он — тривиальный источник информации о взаимном расположении объектов в пространстве, когда перемещаются наблюдатель или/и объекты. Он проявляется также и в ситуациях, когда голова наблюдателя относительно неподвижна, а окружа-

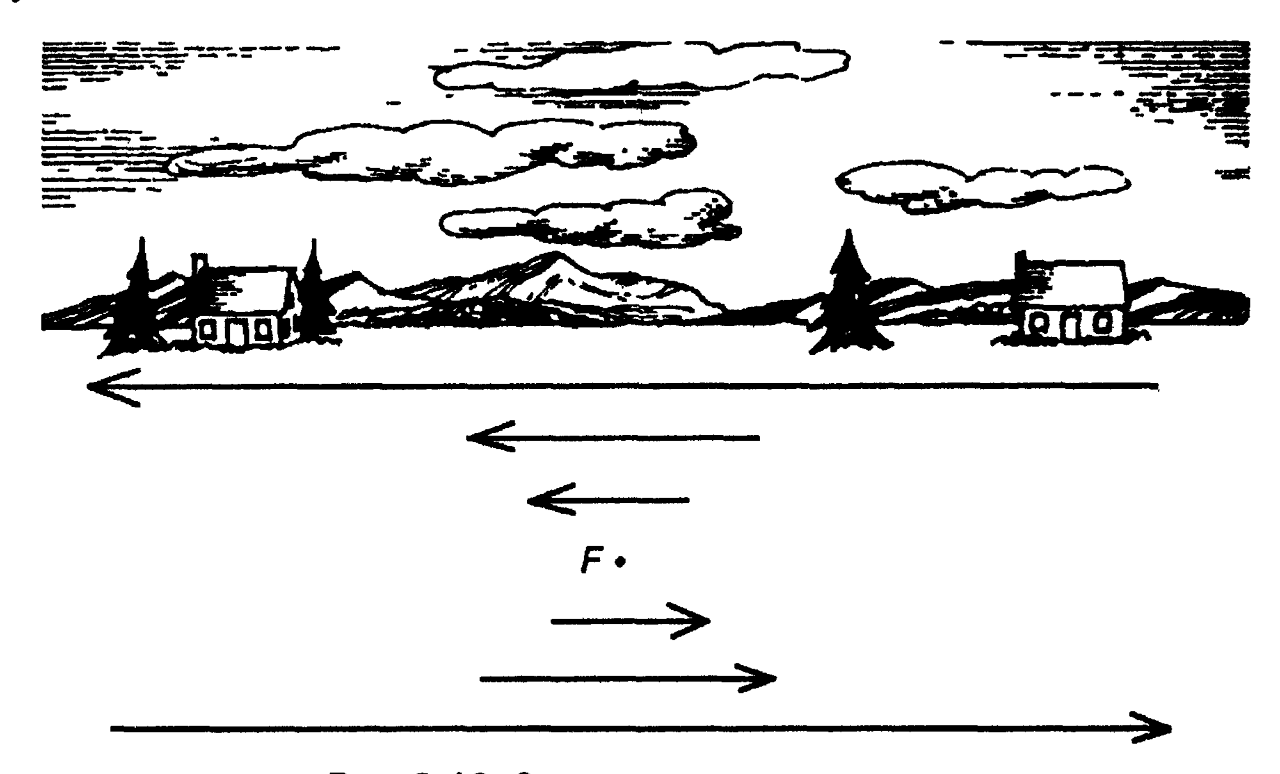


Рис. 9.16. Схема параллакса движения

Если при движении влево наблюдатель фиксирует взгляд на точке *F*, ему кажется, что более близко расположенные объекты перемещаются вправо, а более удаленные – влево. Длина стрелок отражает тот факт, что увеличение кажущейся скорости перемещения объектов в поле зрения прямо пропорционально их расстоянию от точки фиксации взгляда. (*Источник*: Gibson, 1950)

ющие объекты словно проносятся мимо, например при езде в автомобиле. Параллакс движения в подобных условиях схематически представлен на рис. 9.16.

На рисунке изображено кажущееся перемещение окружающих объектов, когда наблюдатель смотрит на них из окна движущегося автомобиля. Если автомобиль едет влево, то наблюдателю, фиксирующему свой взгляд на точке *F*, кажется, что более близко расположенные объекты перемещаются вправо, в направлении, *противоположном* его движению, а объекты, расположенные позади точки фиксации взгляда, перемещаются влево, т. е. в *том же* направлении, что и он сам. Кроме того, объекты, расположенные на разных расстояниях от точки фиксации взгляда, перемещаются с разными скоростями. Воспринимаемая скорость движения объектов тем меньше, чем ближе к точке фиксации взгляда *F* лежит объект (на рисунке это отражено длиной стрелок).

Экспериментальное подтверждение

Параллакс движения

Существование параллакса движения легко доказать следующим образом. Закройте один глаз и расположите на линии взгляда один за другим два предмета, например два пальца, так, чтобы один был ближе к вам примерно на 10 дюймов (около 25 см), чем другой. Если, зафиксировав взгляд на более удаленном пальце, вы повернете голову, вам покажется, что палец, который ближе, перемещается в направлении, противоположном направлению движения головы. Если же вы зафиксируете взгляд на том пальце, который ближе, вам покажется, что более удаленный палец перемещается в том же направлении, что и ваша голова.

Параллакс движения — относительное кажущееся движение объектов в поле зрения — является важным источником информации о глубине и удаленности и особенно эффективен в тех случаях, когда речь идет о таких ситуациях, как восприятие объектов, выступающих на фоне объектов, находящихся на заднем плане. Как станет ясно из материала следующего раздела (при обсуждении *зрительно воспринимаемого обрыва*), параллакс движения используется многими видами животных (включая и насекомых, см. Srinivasan, 1992) как очень важный признак, помогающий им избегать всевозможных углублений и обрывов.

Динамическая перспектива

Описанные в предыдущей главе паттерны оптического потока (см. рис. 8.4) являются еще одним источником информации о глубине и удаленности, получаемой за счет движения. Вспомните, что паттерны оптического потока, создаваемые движением по направлению к поверхностям или параллельно им, дают информацию о скорости и направлении движения. В них также содержится информация об относительной *удаленности* объектов от движущегося наблюдателя. Дж. Дж. Гибсон назвал содержащийся в паттернах оптического потока источник информации о расстоянии, на котором находятся объекты, динамической перспективой (*motion perspective*). Например, когда наблюдатель приближается к фронтальной поверхности, он благодаря изменяющейся перспективе может оценить взаимное расположение объектов по отношению к нему (Clocksin, 1980; McCleod & Ross, 1983). Это чувство знакомо всем: где бы вы ни шли, вам кажется, что объекты, располо-

женные ближе к вам, проносятся мимо быстрее, чем более удаленные, создавая на сетчатке последовательность «проплывающих» или стремительно «текущих» друг за другом изображений и тем самым снабжая вас надежной информацией об относительной удаленности.

Аккомодация

Аккомодация была описана нами в главе 3 (см. рис. 3.17) как механизм образования на сетчатке четкого изображения в результате фокусировки хрусталика ресничными мышцами, получающими соответствующий сигнал от окуломоторной, или глазодвигательной, мышцы. Поскольку аккомодация при фокусировке взгляда на близлежащих объектах отличается от аккомодации при его фокусировке на удаленных объектах, окуломоторные сигналы (т. е. степень сокращения мышцы) могут служить источником информации о положении в пространстве того объекта, за которым ведется наблюдение. Поскольку «настройка» хрусталика определяется расстоянием, на котором находится объект наблюдения, **аккомодация** также может служить источником информации о глубине и удаленности. Следует, однако, помнить, что возможности аккомодации как источника пространственной информации весьма ограничены. Оценить с помощью аккомодации глубину и удаленность можно лишь в том случае, если расстояние, отделяющее наблюдателя от объекта, не превышает 2 метров.

Прежде чем перейти к обсуждению *бинокулярных* признаков, мы расскажем еще об одном, дополнительном, источнике информации, на этот раз — когнитивной природы, который также может вносить свой вклад в восприятие пространства, — о знакомом размере.

Знакомый размер

Когда мы смотрим на знакомые объекты, мы пользуемся не только их визуальными признаками глубины и расстояния, но и информацией невизуального характера, например представлениями об их величине и форме, приобретенными нами благодаря предшествующему опыту. Мы хорошо знаем размеры окружающих нас объектов и достаточно точно можем оценить их, основываясь на своих воспоминаниях. Хотя **знакомый размер** объекта и не является визуальным признаком глубины или удаленности в строгом смысле этого понятия, он может играть заметную роль в восприятии пространства, а вот ответить на вопрос, в какой мере мы используем подобную информацию, — непросто.

Результаты многих исследований свидетельствуют о том, что роль знакомого размера объекта в определении его кажущегося размера зависит прежде всего от условий, в которых ведется наблюдение. Возможно, что если суждения о размере знакомых объектов выносятся в обычных условиях наблюдения, при которых визуальные признаки четко выражены, информация о знакомом размере и не используется (Fillenbaum, Schiffman & Butcher, 1965). Когда же наблюдение за объектами проводится в неблагоприятных условиях, т. е. когда признаки затененности и светимости, а также удаленности выражены слабо или вовсе отсутствуют, знание размеров объектов, другими словами *знакомый размер,* может иметь важное значение для решения вопроса об их габаритах (Schiffman, 1967). Иначе говоря, инфор-

мация о величине объектов, основанная на предшествующем знакомстве с их аналогами, используется тогда, когда визуальные признаки удаленности либо выражены недостаточно четко, либо вовсе отсутствуют.

При некоторых условиях привычный размер знакомого объекта влияет на восприятие его *удаленности*. В одном из своих опытов Эпштейн предъявлял испытуемым фотоизображения 10-, 25- и 50-центовых монет, которые, конечно, отличаются по величине, и это всем известно (Epstein, 1963, 1967). Однако втайне от испытуемых фотографии были трансформированы таким образом, что все монеты стали одинаковыми по величине, т. е. фотоизображение 10-центовой монеты было увеличено до размеров 25-центовой, а фотоизображение 50-центовой монеты уменьшено до того же размера. Фотографии предъявлялись испытуемым в условиях, при которых визуальные признаки были выражены нечетко (использование только одного глаза, тусклое освещение и т. д.). Когда все фотографии предъявлялись с одного и того же расстояния (проекции образов всех монет на сетчатку одинаковы по величине), наблюдатели говорили, что 10-центовая монета находится ближе, чем 50-центовая монета (первая увеличена по сравнению с привычным размером, а вторая — уменьшена). Подобные результаты свидетельствуют о том, что при отсутствии достаточно четких визуальных признаков удаленности привычный размер знакомых объектов может влиять на суждение наблюдателя о том, на каком расстоянии они находятся (см. также Fitzpatrick, Pasnak & Tyler, 1982; Gogel & DaSilva, 1987).

Бинокулярные признаки

Монокулярные признаки дают богатую пространственную информацию, и на базе монокулярного зрения могут выполняться многие операции, успех которых зависит от зрения. Однако восприятие пространственной информации от некоторых источников требует активности обоих глаз. Некоторые функциональные и структурные аспекты бинокулярного зрения описаны нами в предыдущих главах. Сейчас мы приступаем к описанию **бинокулярных признаков** — тех видов пространственной информации, которые могут быть получены за счет восприятия окружающей обстановки обоими глазами.

Конвергенция

Конвергенцией называется тенденция глаз к сближению при скоординированной фиксации на объектах, расположенных вблизи от наблюдателя (рис. 9.17).

Объекты, расположенные далеко от наблюдателя, напротив, рассматриваются им таким образом, что линии взглядов обоих глаз практически параллельны. Поскольку конвергенция контролируется глазодвигательными мышцами, степень их напряженности может служить признаком глубины или удаленности: чем ближе объект, тем более они напряжены. Однако, как и аккомодация, конвергентные движения глаза в качестве источника информации о глубине или удаленности полезны только в тех случаях, когда речь идет об объектах, расположенных вблизи от наблюдателя.

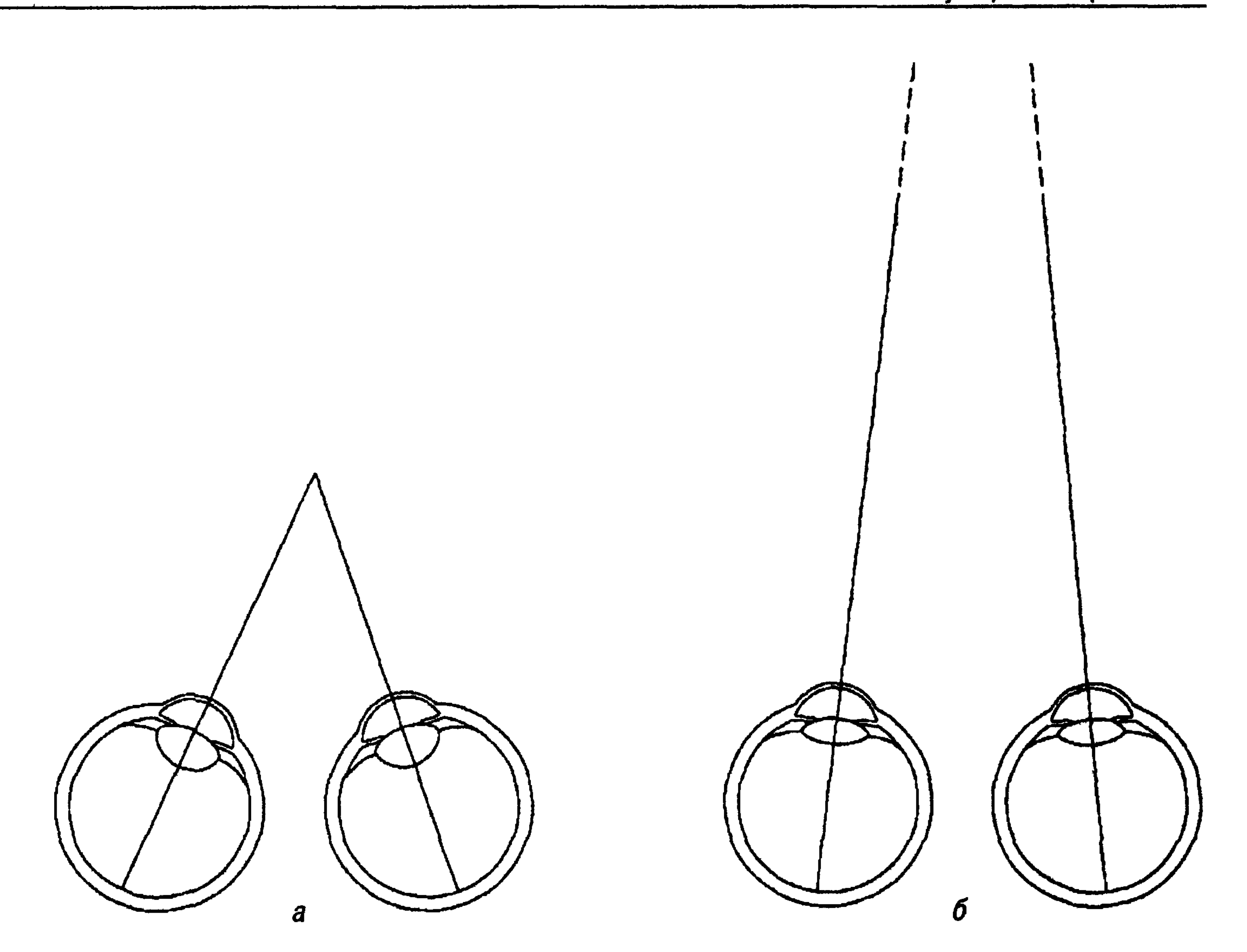


Рис. 9.17. Конвергенция глаз

а – конвергенция глаз на близко расположенном объекте. Зрительные линии обоих глаз направлены внутрь. *б* – конвергенция глаз на удаленном объекте. Зрительные линии обоих глаз практически параллельны. Аккомодация глаз в этих различных условиях наблюдения тоже различна. В первом случае, *а*, хрусталики выпуклые, что соответствует близкому зрению, во втором случае, *б*, – относительно плоские

Бинокулярная диспарантность

Как правило, животные с фронтально расположенными глазами, и в первую очередь хищники и приматы, обоими глазами видят относительно бóльшую часть поля зрения (т. е. у них относительно бóльшие области бинокулярного перекрывания, см. рис. 3.16). Однако в пределах области бинокулярного перекрывания два глаза получают несколько отличные друг от друга изображения одной и той же объемной композиции. На рис. 9.18 схематически представлено различие в восприятии одного и того же объекта двумя глазами.

У человека это происходит потому, что его глаза удалены друг от друга примерно на 2–3 дюйма (около 5–8 см). В том, что два изображения немного отличаются друг от друга, легко убедиться, если рассматривать какой-либо находящийся поблизости объект поочередно каждым глазом. В зависимости от местоположения точки фиксации взгляда поле зрения одного глаза несколько отличается от поля зрения другого (рис. 9.19).

Эта разница между двумя ретинальными изображениями называется **бинокулярной диспарантностью** (или иногда – **бинокулярным параллаксом**). На рис. 9.20 изображено возникновение диспарантности в простых условиях, заключающихся в том, что наблюдатель рассматривает две линии, лежащие на разных расстояниях друг от друга.

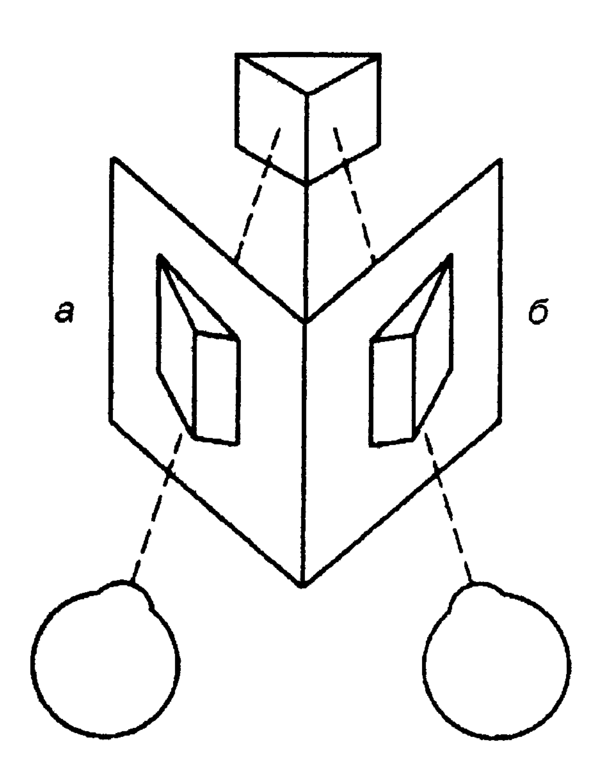


Рис. 9.18. Разное восприятие клина двумя глазами

Изображение трехмерного клина на сетчатке правого (*а*) и левого (*б*) глаз

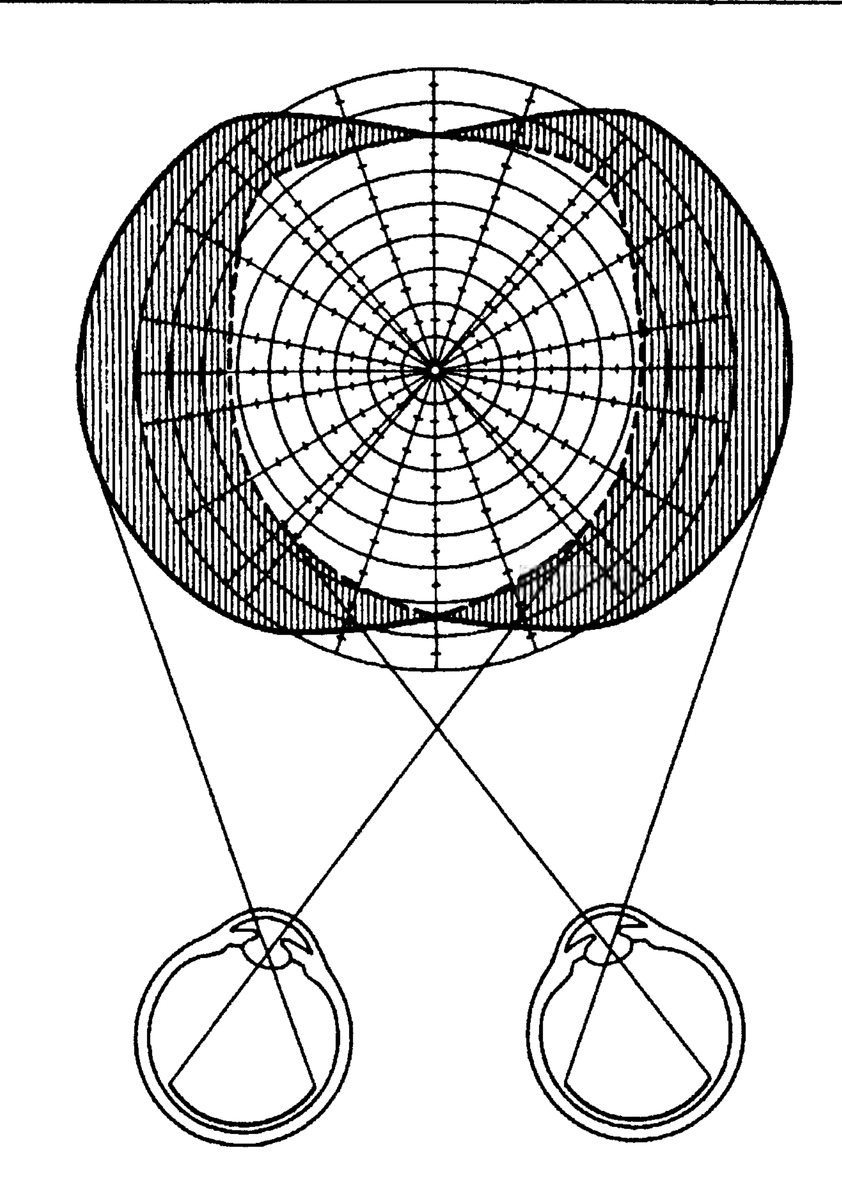


Рис. 9.19. Схематическое изображение полей зрения каждого глаза (заштрихованные участки) и области бинокулярного перекрывания (центральный белый участок)

Обратите внимание на то, что участок, видимый одним глазом, не совпадает полностью с участком, видимым другим глазом. Центральный белый участок – бинокулярное поле зрения

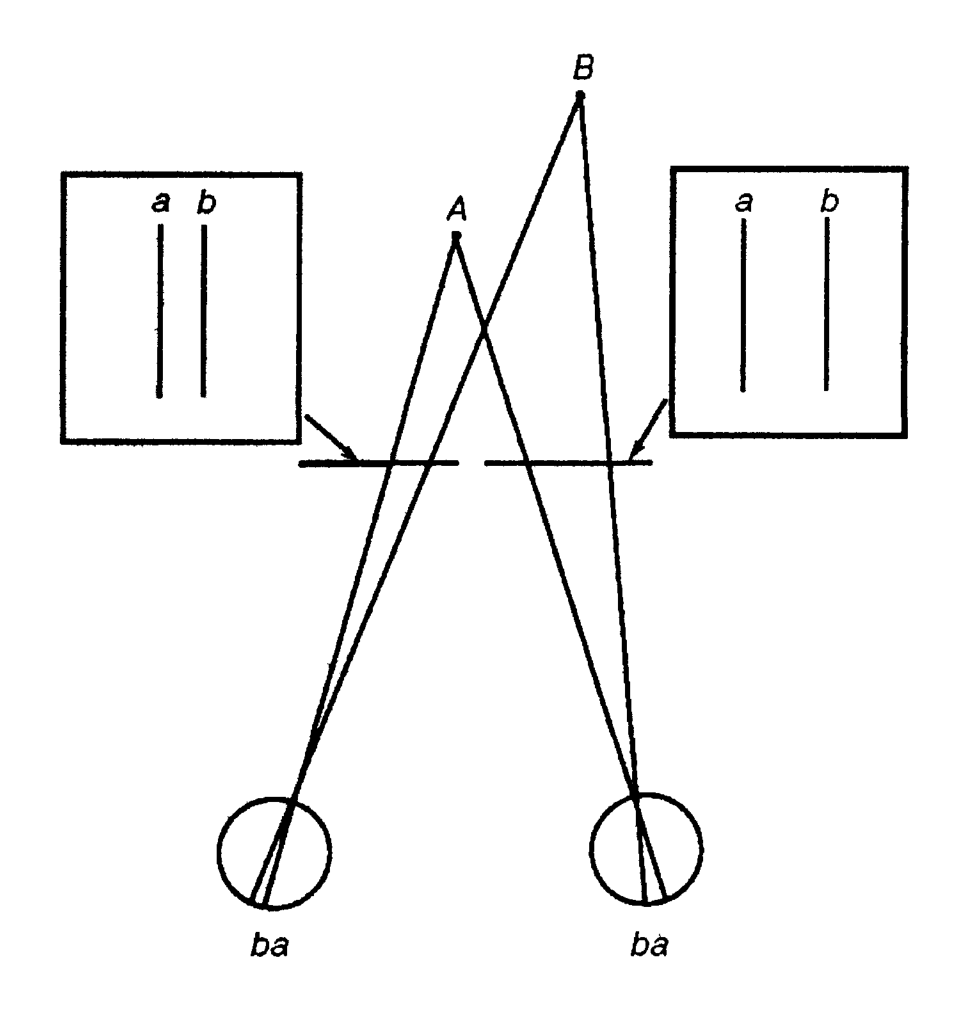


Рис. 9.20. Восприятие относительного расстояния между двумя объектами на основании информации, являющейся следствием бинокулярной диспарантности

Как следует из проекций, представленных в двух квадратах, восприятие относительного расстояния между двумя линиями является следствием небольшой диспарантности расстояний между изображениями линий на сетчатке правого и левого глаза (т. е. расстояний между *a* и *b*). На сетчатке правого глаза расстояние между изображениями линий больше. Иными словами, расстояние *ba* на сетчатке правого глаза больше, чем расстояние *ba* на сетчатке левого глаза. Разница между этими расстояниями определяет степень бинокулярной диспарантности. Общее правило таково: чем больше расстояние между объектами, тем больше и диспарантность

Способность зрительной системы использовать информацию, являющуюся следствием бинокулярной диспаратности, для определения того, насколько один объект более удален от наблюдателя, чем другой, впечатляет. По данным (Yellot, 1981), возможна идентификация такой разницы в удаленности двух объектов, которая соответствует сетчаточной диспарантности, равной 1 мк (микрон — 0,001 мм). Иными словами, обнаруживается даже равная 1 мк разница в положении образа объекта на левой и правой сетчатках. Если учесть, что ширина колбочек центральной ямки колеблется от 0,003 до 0,008 мм, это означает, что зрительная система может надежно обнаруживать сетчаточные диспарантности, которые значительно меньше диаметра большинства фоторецепторов сетчатки!

Описанный ниже эксперимент доказывает, что бинокулярная диспарантность придает бинокулярному зрению необыкновенную ценность.

Экспериментальное подтверждение

Оценка глубины на основании бинокулярной диспарантности

Рассмотрим на практическом примере, с какой точностью можно оценить глубину на основании бинокулярной диспарантности. Если вы возьмете два каких-либо вертикальных предмета, например два карандаша, по одному в каждую руку и будете держать их на расстоянии вытянутой руки, причем один из них будет на 1 мм ближе к вам, чем другой, вы сможете определить даже такую незначительную разницу. Роль бинокулярной диспарантности станет очевидной, если, выполняя этот эксперимент, вы закроете один глаз. Вы сразу же поймете, что оставшихся в вашем распоряжении монокулярных признаков недостаточно для того, чтобы обнаружить разную удаленность от вас двух карандашей. Чтобы понять, насколько важна бинокулярная диспарантность, достаточно, прикрыв один глаз, попытаться вдеть нитку в иголку.

В следующем подразделе мы продолжим рассмотрение роли бинокулярной диспарантности в восприятии пространства вообще и в восприятии глубины и удаленности в частности.

Корреспондирующие точки сетчаток и гороптер

Более глубокий анализ диспарантности как источника информации о глубине и расстоянии может быть сделан на основе некоторых фундаментальных принципов физиологической оптики. Когда взгляд зафиксирован на небольшом объекте, его изображение проецируется на центральные ямки обеих сетчаток. Однако будет виден только один объект, поскольку оба глаза конвергированы и проецируют объект на идентичные, или *корреспондирующие*, участки обеих сетчаток. Это значит, что если можно было бы совместить две сетчатки со спроецированными на них изображениями так, чтобы совпали обе центральные ямки, то совпали бы и оба изображения объекта, на котором зафиксирован взгляд. Участки сетчаток, идентичные для обоих глаз, называются **корреспондирующими точками сетчаток**.

Образы тех объектов, на которых взгляд не фиксируется, но которые находятся примерно на том же расстоянии от наблюдателя, что и объект, на котором зафиксирован его взгляд, тоже будут проецироваться на идентичные, или корреспондирующие, точки обеих сетчаток. Эти образы будут «слиты» друг с другом, и каждому объекту будет соответствовать сингулярное изображение. Для каждого

расстояния от наблюдателя до объекта и степени конвергенции существует определенный ряд пространственных точек, проецируемых на корреспондирующие места обеих сетчаток. Объект, лежащий в любой из этих пространственных точек, виден в единственном числе и воспринимается наблюдателем как лежащий на том же расстоянии от него, что и тот объект, на котором зафиксирован его взгляд.

Если мы графически обозначим все точки пространства, соответствующие объектам, видимым при одинаковой высоте фиксации взгляда и конвергенции, и спроецируем их на соответствующие точки сетчатки, то получим поверхность, называемую **гороптер** (рис. 9.21).

Гороптер — это воображаемая, или виртуальная, проходящая через точку фиксации взгляда искривленная поверхность, проекции всех точек которой попадают на корреспондирующие точки сетчаток обоих глаз и вызывают ощущение единичного объекта. Однако объекты, не лежащие на гороптере, соответствующем опре-

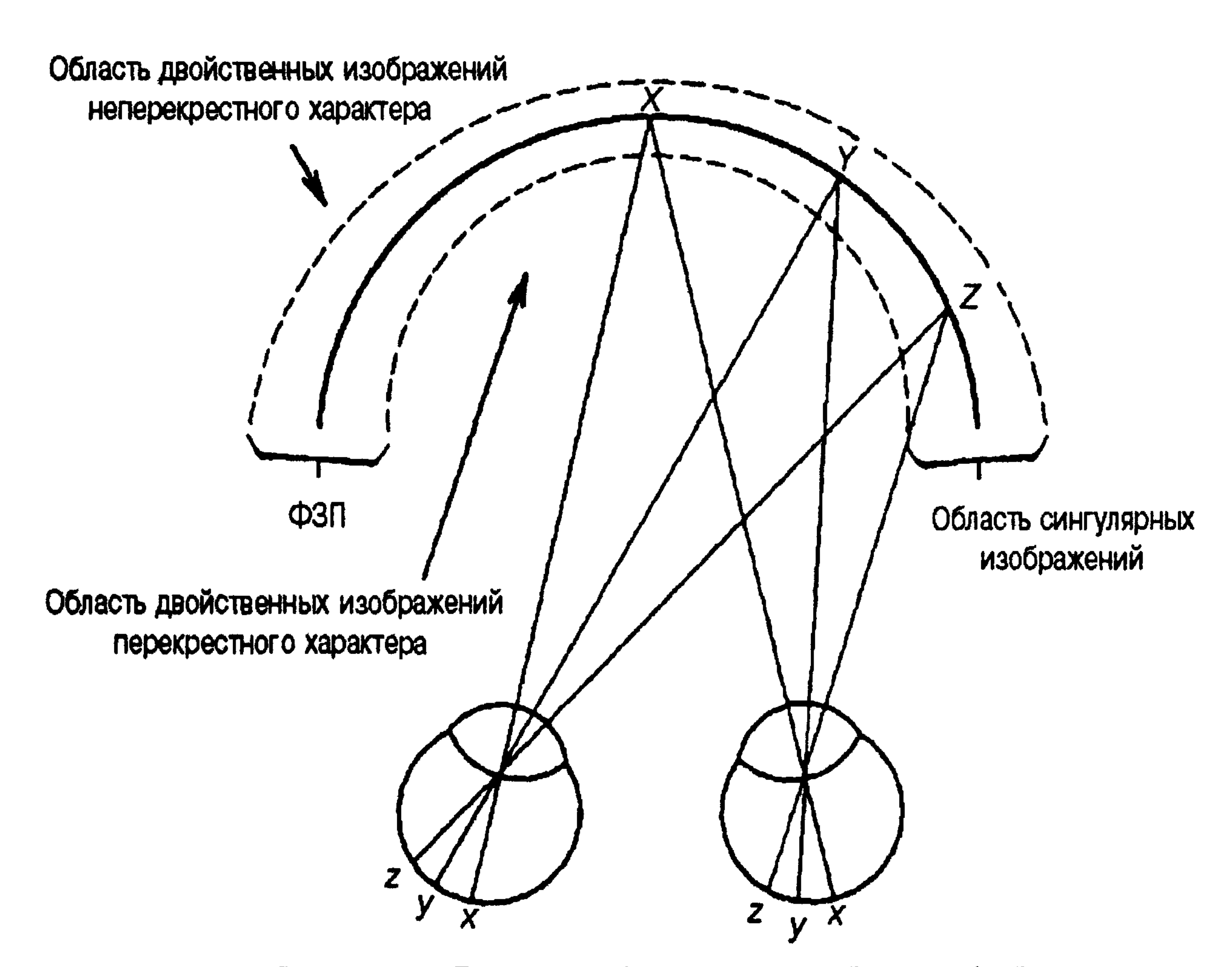


Рис. 9.21. Гороптер и фузионная зона Панума (ФЗП), соответствующие определенному положению глаз

Гороптер представляет собой воображаемую поверхность, являющуюся совокупностью точек пространства, изображения которых проецируются на корреспондирующие точки сетчаток и вызывают впечатление единичного объекта. Так, изображения точек *X*, *Y* и *Z* проецируются на корреспондирующие точки обеих сетчаток, и каждая из них воспринимается как сингулярный объект. Несмотря на то что образы пространственных точек, лежащих внутри ФЗП, не попадают на корреспондирующие точки сетчаток, эти образы тоже будут сливаться и точки будут восприниматься как единичные объекты. Пространственные точки, не лежащие на гороптере (и не вписывающиеся в границы ФЗП), будут вызывать двойное видение (двоение). Объекты, расположенные дальше точки фиксации взгляда (т. е. дальше, чем гороптер и ФЗП), воспринимаются в виде двойственных изображений неперекрестного характера (см. ниже), а объекты, расположенные ближе гороптера и ФЗП, – в виде двойственных изображений перекрестного характера. Гороптер и связанная с ним ФЗП зависят от расстояния фиксации взгляда и от окулярной конвергенции, так что разным положениям глаз соответствуют разные гороптеры и разные ФЗП

деленному положению глаз, вызывают *диплопию*, или двойное ви́дение, поскольку они стимулируют диспарантные, или **некорреспондирующие, точки сетчатки.** Иными словами, объекты, расположенные ближе или дальше точки фиксации взгляда, проецируются на не соответствующие друг другу участки двух сетчаток, что и приводит к диспарантности и двойному ви́дению.

Исключением из этого общего правила являются те некорреспондирующие точки сетчаток, которые представляют собой образы точек пространства, лежащих в пределах узкой горизонтальной полосы, окружающей гороптер. Этот участок, показанный на рис. 9.21, называется **фузионной зоной Панума (ФЗП)** (по имени датского физиолога, который первым указал на его важность). Пространственные точки, стимулирующие несоответствующие точки сетчаток, но лежащие внутри ФЗП, тоже сливаются в сингулярное изображение. Иными словами, ФЗП представляет собой небольшую зону, окружающую гороптер, соответствующий совершенно определенному расстоянию между объектом и наблюдателем, ретинальные изображения точек которой сливаются, хотя им и присуща некоторая диспарантность. Пространственные стимулы, располагающиеся внутри ФЗП, воспринимаются как единичные объекты, которые кажутся наблюдателю лежащими на несколько ином расстоянии от него, чем объект, на котором зафиксирован его взгляд.

Обобщая изложенное выше, можно сказать, что для данного расстояния от наблюдателя до объекта, на котором зафиксирован его взгляд, существует область пространства, дающая слитные, сингулярные изображения и окруженная участками двойного ви́дения. На каком бы объекте ни был бы зафиксирован наш взгляд, образы других объектов, находящихся на одинаковом с ним расстоянии, проецируются на соответствующие точки обеих сетчаток, и каждый из этих образов создает впечатление сингулярного объекта; объекты, находящиеся на другом расстоянии от наблюдателя (и лежащие вне ФЗП), проецируются на некорреспондирующие точки сетчаток, в результате чего возникает эффект двойного ви́дения. Каждой точке фиксации взгляда соответствует свой гороптер: только объекты, расположенные на *одном и том же* расстоянии от наблюдателя и требующие одинаковой конвергенции, дают сливающиеся образы и воспринимаются наблюдателем как сингулярные. Иными словами, для каждого расстояния от наблюдателя до объекта существует отдельный и определенный набор соответствующих точек сетчатки и свой собственный гороптер (наряду с примыкающей к нему ФЗП), и только объекты, изображения которых проецируются на эти корреспондирующие точки, дают сингулярные изображения.

Эффект двойного ви́дения, которое является результатом стимулирования некорреспондирующих точек сетчаток, может быть продемонстрирован следующим образом.

Этот эксперимент обобщает некоторые рассмотренные выше положения. Если взгляд зафиксирован на более близко расположенном предмете, его образ проецируется на центральные ямки обеих сетчаток. Что же касается более удаленных предметов, на которых взгляд не фиксируется, то их образы проецируются на некорреспондирующие точки двух сетчаток и наблюдается эффект двойного ви́дения. Однако — это на рисунке не показано, — когда взгляд фиксируется на более удаленном предмете, более близко расположенный предмет будет восприниматься

ся в двойном виде, причем двойственное изображение будет носить перекрестный характер. Дело в том, что характер двойственных изображений различен и зависит от того, где — за объектом, на котором зафиксирован взгляд, или перед ним — лежит объект, воспринимаемый в двойном виде. Двойственные изображения объектов, лежащих за точкой фиксации взгляда, — *неперекрестные* (*неперекрестная диспарантность*), а двойственные изображения объектов, лежащих ближе точки фиксации взгляда, — *перекрестные* (*перекрестная диспарантность*). Следовательно, особенность двойственных изображений — перекрестные они или неперекрестные — может служить признаком относительной удаленности (хотя, скорее всего, мы используем его бессознательно).

Итак, обобщая все вышесказанное, можно повторить, что до тех пор, пока взгляд наблюдателя зафиксирован на какой-либо точке данного гороптера, все пространственные точки, расположенные на таком же расстоянии от наблюдателя, проецируются на корреспондирующие точки обеих сетчаток и поэтому воспринимаются как сингулярные. Объекты, расположенные ближе или дальше гороптера (объекты, лежащие вне ФЗП данного гороптера), проецируются на некорреспондиру-

Экспериментальное подтверждение

Двойное ви́дение и бинокулярная диспарантность

Возьмите в руки два предмета и держите их так, как показано на рис. 9.22. Зафиксировав взгляд на более близко расположенном предмете, вы одновременно увидите его в одиночном виде и более удаленный предмет – в двойном. Это связано с тем, что образ более близко расположенного предмета проецируется на корреспондирующие точки центральных ямок (*F*) обоих глаз, а образ более удаленного предмета – на некорреспондирующие точки обеих сетчаток. На рис. 9.22 сплошными линиями обозначен свет, отражающийся от обоих предметов, а пунктирными – направления проецирования изображений более удаленного предмета, свидетельствующие о том, что он дает два отдельных образа, в результате чего и воспринимается в двойном виде.

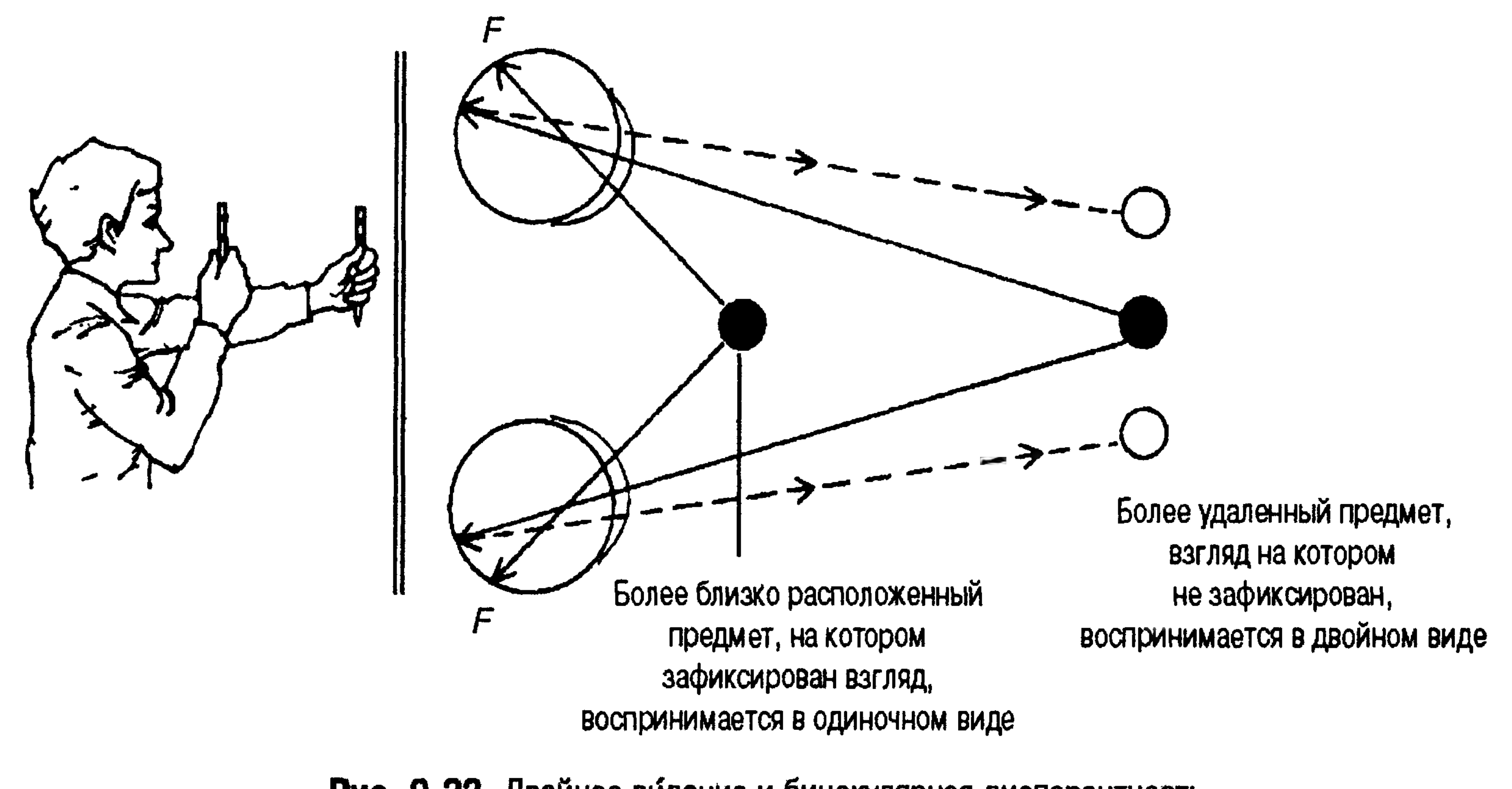


Рис. 9.22. Двойное ви́дение и бинокулярная диспарантность

ющие точки сетчаток. Поэтому их образы не сливаются и они воспринимаются в двойном виде. Двойственные изображения объектов, лежащих перед гороптером, — перекрестные, а двойственные изображения объектов, лежащих за гороптером, — неперекрестные.

Хотя паттерн двойственных изображений непосредственно зависит от положения объектов относительно гороптера, двойственные изображения объектов, на которых взгляд не фиксируется, как правило, подавляются и остаются незамеченными, исключение составляют лишь некоторые особые ситуации. Описанный ниже эксперимент с «фантомными образами» иллюстрирует эту мысль.

Экспериментальное подтверждение

Бинокулярная диспарантность и фантомные образы

Бинокулярная диспарантность и двойное ви́дение могут быть использованы для создания удивительных эффектов, в чем вы сами можете легко убедиться, если выполните следующие инструкции. Расположите указательные пальцы перед лицом на уровне глаз на расстоянии, равном примерно 12 дюймам (около 30 см), таким образом, чтобы пальцы «смотрели» друг на друга и чтобы расстояние между ними было равно примерно 1 дюйму (2,54 см) (рис. 9.23, *а*). Зафиксируйте взгляд прямо перед собой на точке, расположенной за пальцами, на стене или какой-либо иной удаленной поверхности (на рисунке точка фиксации обозначена буквой *X*). Между пальцами появится фантомный плавающий предмет, по форме напоминающий сосиску (*б*). Стоит вам немного потренироваться, и вы, слегка смещая пальцы то вверх, то вниз, сможете наблюдать причудливые пространственные эффекты. Кроме того, немного приблизившись к поверхности, на которой зафиксирован ваш взгляд, вы увидите, что «сосиска» сморщивается.

«Сосиска» – результат слияния левого и правого ретинальных изображений кончиков обоих пальцев. Это утверждение можно легко проверить. Для этого нужно попеременно моргнуть каждым глазом. При этом будет преобладать монокулярное зрение, и «сосиска» исчезнет. Но когда открыты оба глаза, два монокулярных образа сливаются, «сосиска» вскоре появляется снова. Этот эксперимент описан в работе (Sharp, 1928).

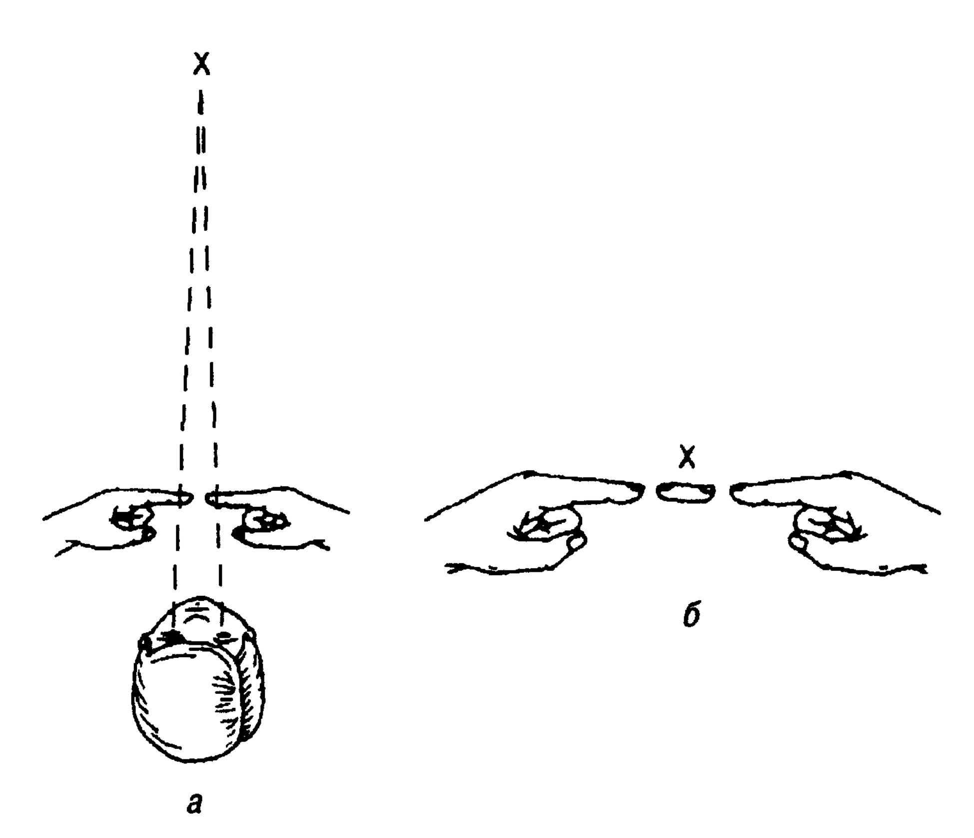


Рис 9.23. Бинокулярная диспарантность и фантомные образы

Бинокулярная диспарантность и стереопсис

Диспарантность образов, проецируемых на сетчатки обоих глаз, лежит в основе уникального явления, связанного с особым восприятием глубины и объема и называемого **стереоскопическим зрением**, или **стереопсисом** (от греческого слов *stereos* — твердый, объемный, пространственный и *opsis* — зрение). Одним из наиболее впечатляющих примеров стереоскопического зрения является восприятие эффекта глубины при просмотре слайдов с помощью такого знакомого многим оптического прибора, как **стереоскоп**, например стереоскопа марки *View-Master*. Первый стереоскоп был создан в 1838 г. английским физиком Чарльзом Уитстоуном (Wheatstone), который доказал, что при предъявлении каждому глазу отличающихся друг от друга незначительными деталями плоскостных изображений одной и той же сцены, называемых **стереограммами** (стереопарами, или стереополуполями), возникает иллюзия объема. Популярный в середине и во второй половине XIX в. стереоскоп викторианского типа представлен на рис. 9.24, *а*, а примеры стереограмм — на рис. 9.24, *б* и *в*.

Итак, стереограммы — это парные картины, на одной из которых изображено то, что видит левый глаз, а на другой то, что видит правый. Когда слегка диспарантные картины, объединенные в пары надлежащим образом, рассматриваются через стереоскоп, сцена приобретает стереоскопическую глубину, т. е. создается полное впечатление единого объемного изображения.

Принцип действия общеизвестного стереопроектора *View-Master* аналогичен принципу действия стереоскопа: с его помощью зрителю предъявляются два разных изображения одной и той же сцены, сделанных стереофотоаппаратом, т. е. фотоаппаратом, имеющим два объектива, расстояние между которыми равно расстоянию между глазами. Две фотографии, сделанные с помощью такого фотоаппарата, отличаются друг от друга настолько, насколько отличаются друг от друга левое и правое ретинальные изображения фотографируемой сцены. После того как эти фотографии проявлены и каждая из них предъявлена с помощью стереопроектора соответствующему глазу (левый глаз должен видеть только фотографию, сделанную левым объективом, а правый — только фотографию, сделанную правым объективом), изображения сливаются и возникает поразительный стереоскопический эффект.

В известных пределах впечатление объемности, или трехмерной глубины, зависит от диспарантности двух изображений, предъявленных с помощью стереоскопа или стереопроектора, и оно тем сильнее, чем больше диспарантность. Это позволяет высказать принципиальное соображение, касающееся зависимости стереоскопичности зрения от расстояния между объектом и наблюдателем, пользующимся бинокулярным зрением. Как правило, зрительное восприятие близлежащих объектов требует большей конвергенции обоих глаз и приводит к большей диспарантности. Следовательно, чем ближе к наблюдателю расположен объект, тем сильнее проявляется стереоскопический эффект глубины. Например, если поднести ладонь совсем близко к лицу и начать рассматривать ее, то впечатление объемности будет очень сильным. В подобной ситуации благодаря бинокулярному зрению округлость пальцев и то, что они вплотную примыкают друг к другу, а также все выпуклости и впадины ладони предстанут перед вами в виде объемного изображения

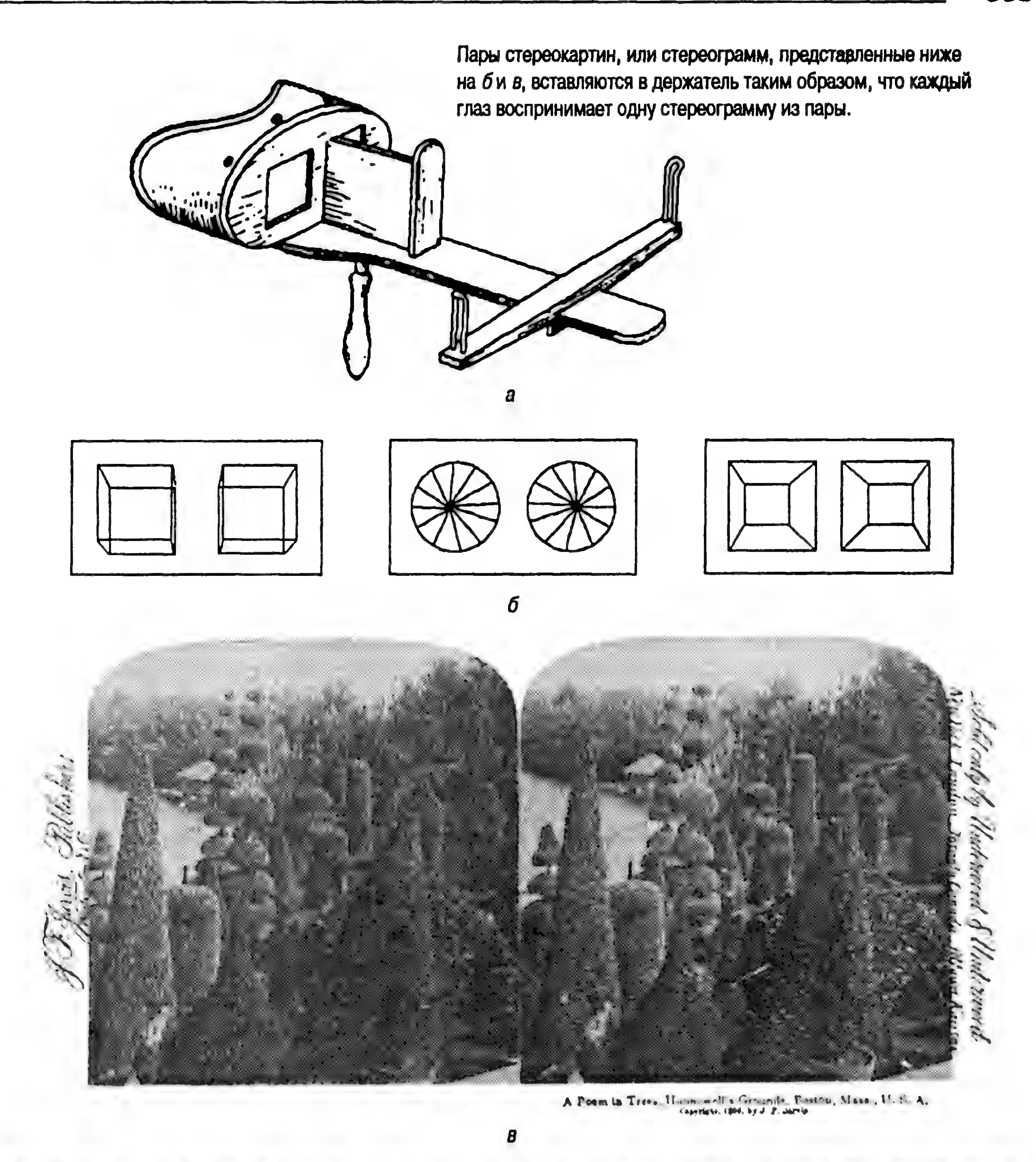


Рис. 9.24. *а* – типичный переносной стереоскоп, с помощью которого глазам предъявлялись разные изображения. Это стереоскоп, созданный Оливером Уэнделлом Холмсом-старшим, отцом знаменитого члена Верховного суда. *б* – три простые контурные стереограммы. Элементы парных фигур подобраны таким образом, что при их просмотре через стереоскоп и слиянии изображений виден один трехмерный объект. Фигуры на каждой стереограмме – изображения, которые были бы восприняты левым и правым глазами при их просмотре без стереоскопа. *в* – ранняя фотографическая стереограмма. При просмотре через стереоскоп левое и правое изображения проецируются соответственно на левый и правый глаза. При слиянии изображений воспринимается объемное изображение пейзажа, названное «Поэмой деревьев». Хотя оба изображения и кажутся идентичными, при внимательном осмотре обнаруживаются их незначительные различия. Стереограмма состоит из двух слегка отличающихся друг от друга фотографий одного и того же пейзажа, сделанных с позиций каждого глаза. Так, пейзаж, представленный слева, – это то, что видит левый глаз, а пейзаж, представленный справа, – то, что видит правый глаз. Незначительные отличия двух образов приводят к бинокулярной диспарантности, и когда они предъявляются с помощью стереоскопа отдельно каждому глазу, пейзаж приобретает объемность и глубину.

(однако стоит лишь на мгновение прикрыть один глаз, и стереоскопический эффект исчезнет!). Напротив, на удаленном объекте глаза практически не конвергируют и изображения на двух сетчатках, практически идентичны, вследствие чего бинокулярная диспарантность либо вовсе отсутствует, либо выражена очень слабо. Следовательно, чем больше расстояние от наблюдателя до объекта, тем меньше бинокулярная диспарантность и тем менее объемными кажутся объекты.

Перцептивные эффекты бинокулярной диспарантности могут иметь важные практические последствия. Благодаря чрезвычайной чувствительности зрительной системы даже к незначительной информации о бинокулярной диспарантности стереоскопическое зрение позволяет нам обнаруживать мельчайшие отличия между изображениями, которые на первый взгляд кажутся идентичными Например, стереоскопическое зрение может быть использовано для выявления фальшивых купюр. Если каждый глаз видит настоящую купюру, между двумя ретинальными изображениями нет никакой диспарантности и происходит их слияние Но если один глаз видит фальшивую купюру (пусть даже мастерски изготовленную), а второй — подлинную, диспарантность двух образов немедленно выявит и незначительное различие, поскольку полного совпадения визуальных элементов двух купюр не будет. Точно так же, стереоскопически, эксперты-баллистики изучают увеличенные фотографии разных пуль, когда им нужно определить, были ли произведены выстрелы из одного оружия (Bloomer, 1970). Если образы пуль на сетчатках идентичны (т. е. если отсутствует диспарантность), значит, обе пули были выпущены из одного и того же оружия.

Анаглифы. Вполне возможно, что самый знакомый (и удобный) способ испытать эффект стереоскопического зрения — воспользоваться стереоскопом или стереопроектором. Сильное стереоскопическое впечатление может быть также получено и с помощью **анаглифа** (от греческого *anaglyphos* — рельефный) стереограммы. Анаглиф представляет собой особую стереограмму, для получения которой одна картина из стереопары печатается поверх другой, причем эти картины окрашены в разные цвета, как правило, красный и зеленый. Если рассматривать анаглиф без соответствующего прибора, два цвета, из которых один нанесен поверх другого, сливаются и изображение выглядит размытым. Но если рассматривать его через специальные очки с цветными стеклами (стекла должны быть разного цвета, красного и зеленого), каждый глаз «отбирает» соответствующее ему единственное изображение (глаз с красным фильтром видит только зеленое изображение, а глаз с зеленым — только красное) и анаглиф воспринимается стереоскопически, как объемное изображение. Создание большинства 3-D-фильмов (стереофильмов) основано на методе цветных анаглифов, именно поэтому, чтобы почувствовать стереоскопический эффект, их нужно смотреть в красно-зеленых очках.

Бинокулярное соперничество

Выше уже отмечалось, что слияние ретинальных изображений левого и правого глаз, происходит только тогда, когда эти образы практически идентичны. В результате эволюции мозг и зрительная система приобрели способность воспринимать и обрабатывать только такую визуальную информацию, которая приводит к образованию двух практически идентичных ретинальных изображений. В тех же случа-

ях, когда эти изображения весьма значительно отличаются друг от друга, наблюдается необычное явление, называемое **бинокулярным соперничеством**. Общепризнано, что бинокулярное соперничество — результат искусственно создаваемых условий ви́дения, редко встречающихся за пределами исследовательских лабораторий. Однако понимание того, как зрительная система «справляется» с условиями, при которых возникает бинокулярное соперничество, может помочь понять фундаментальные перцептивные процессы, лежащие в основе восприятия зрительной системой визуально двойственных ситуаций. Более того, эта проблема имеет непосредственное отношение и к медицине: перцептивные эффекты бинокулярного соперничества тесно связаны с перцептивными эффектами некоторых расстройств зрения, таких, например, как амблиопия и страбизм (косоглазие) (о нем будет рассказано ниже, в главе 11), которые снижают эффективность бинокулярного зрения или полностью исключают его.

Перцептивные последствия бинокулярного соперничества, созданного определенными условиями ви́дения, различны. Значительно отличающиеся друг от друга правое и левое ретинальные изображения могут либо слиться, образовав некий хрупкий и неустойчивый композитный образ, либо один образ может подавить другой, т. е. в какой-то момент может доминировать один из двух образов, а второй в это же самое время окажется подавленным. Более того, доминирующий и подавленный образы могут спонтанно меняться местами, т. е. возможна флуктуация доминирования от одного глаза к другому. (Фундаментальный обзор литературы, посвященной бинокулярному соперничеству, представлен в O'Shea, 2000; анализ и оценка теорий бинокулярного соперничества — в Papathomas et al., 1999.)

Одним из дискуссионных вопросов бинокулярного соперничества является вопрос о том, какой отдел зрительной системы участвует в его возникновении и разрешении. Участвует ли в его возникновении периферия зрительной системы, т. е. является ли оно последствием подавления монокулярного образа на одной из сетчаток? Или кратковременное преобладание какого-либо одного восприятия является продуктом когнитивной обработки информации с участием центральных механизмов мозга, «пытающегося» разрешить проблему визуальной двойственности и создать осмысленное, единственное восприятие на основе конфликтующих монокулярных стимулов?

Не вдаваясь в детали нейронных процессов, лежащих в основе бинокулярного соперничества, скажем только, что есть доказательства изменений нейронной активности определенных участков коры головного мозга, которые точно соответствуют перцептивным изменениям, типичным для бинокулярного соперничества. Составить представление о направлении современных исследований в этой области можно на основании двух репрезентативных публикаций. В первой из них (Lumer et al., 1998) изложены результаты изучения кортикальных процессов, лежащих в основе эффектов доминирования и подавления в бинокулярном соперничестве, с помощью ФМРТ. Авторы показали, что участки человеческого мозга, непосредственно участвующие в решении таких визуальных задач, которые требуют переключения внимания с одной точки пространства на другую и интерпретации стимула, а именно лобная и теменная доли, в ситуациях, связанных с бинокулярным соперничеством, одинаково важны. По данным второй работы (Tong et al.,

1998), также полученным с помощью ФМРТ, нейронная активность определенных участков мозга непосредственно зависит от *содержания* стимулов, благодаря которым возникает бинокулярное соперничество. Авторы создавали условия для возникновения бинокулярного соперничества, одновременно предъявляя одному глазу испытуемого изображение лица, а второму — изображение дома таким образом, что каждый глаз попеременно видел то лицо, то дом, и промежуток времени между предъявлениями этих изображений не превышал нескольких секунд. Когда доминировало восприятие лица, исключительно активным был участок мозга, избирательно реагирующий именно на лица, а не на дома. Когда же доминировало восприятие дома, повышенную активность демонстрировал тот участок мозга, который избирательно реагирует на домá (но не на лица). Короче говоря, когда глазам предъявляются разные стимулы, об осознанном восприятии человеком одного из них свидетельствует повышенная активность тех участков мозга, которые связаны с обработкой информации от определенных видов конкурирующих стимулов. Следовательно, в каждой воспринятой наблюдателем смене доминанты, имеющей место в ходе бинокулярного соперничества, участвует специфический участок коры головного мозга. Эти данные свидетельствуют в пользу представлений о центральном происхождении механизма, лежащего в основе бинокулярного соперничества. Очевидно, что этот механизм более сложен, нежели простое подавление монокулярных образов (Lee & Blake, 1999).

Циклопическое восприятие

Термин **циклопическое восприятие** предложен Белой Джулезом для обозначения стереоэффекта, возникающего при просмотре созданных им стереограмм совершенно нового типа, образованных кажущимся случайным набором черных и белых элементов (рис. 9.25, *а*) (Julesz, 1964, 1965, 1971, 1978).

Происхождение названия «циклопическое восприятие» связано с тем, что стереоизображение определенного вида, проецируемое по отдельности на каждый глаз, само по себе кажется хаотичным набором различных элементов. Осмысленное восприятие глубины из этих стереограмм возможно только *после* того, как два изображения совмещаются в некой центральной зрительной зоне. Предоставим слово самому Джулезу:

> Мифические циклопы воспринимали мир одним-единственным глазом, расположенным в центре лба. В известном смысле мы тоже воспринимаем мир единственным глазом, который находится в центре головы. Однако наш циклопический глаз «сидит» не во лбу, а на некотором расстоянии от него, в тех участках мозга, которые причастны к зрительному восприятию (Julesz, 1971, p. xi).

Стереограммы, с помощью которых Джулез в свое время демонстрировал циклопическое восприятие, действительно необычны (Kemp, 1998). Воспользовавшись компьютерной программой, он создал два практически одинаковых рисунка, представлявших собой случайные конфигурации точек (обычно такие стереограммы называют **случайно-точечными стереограммами**. Пара таких стереограмм представлена на рис. 9.25, *а*. Оба изображения имеют идентичную текстуру, образованную случайными конфигурациями точек, исключение составляют лишь небольшие центральные участки, которые тоже идентичны в обоих случаях, но смещены

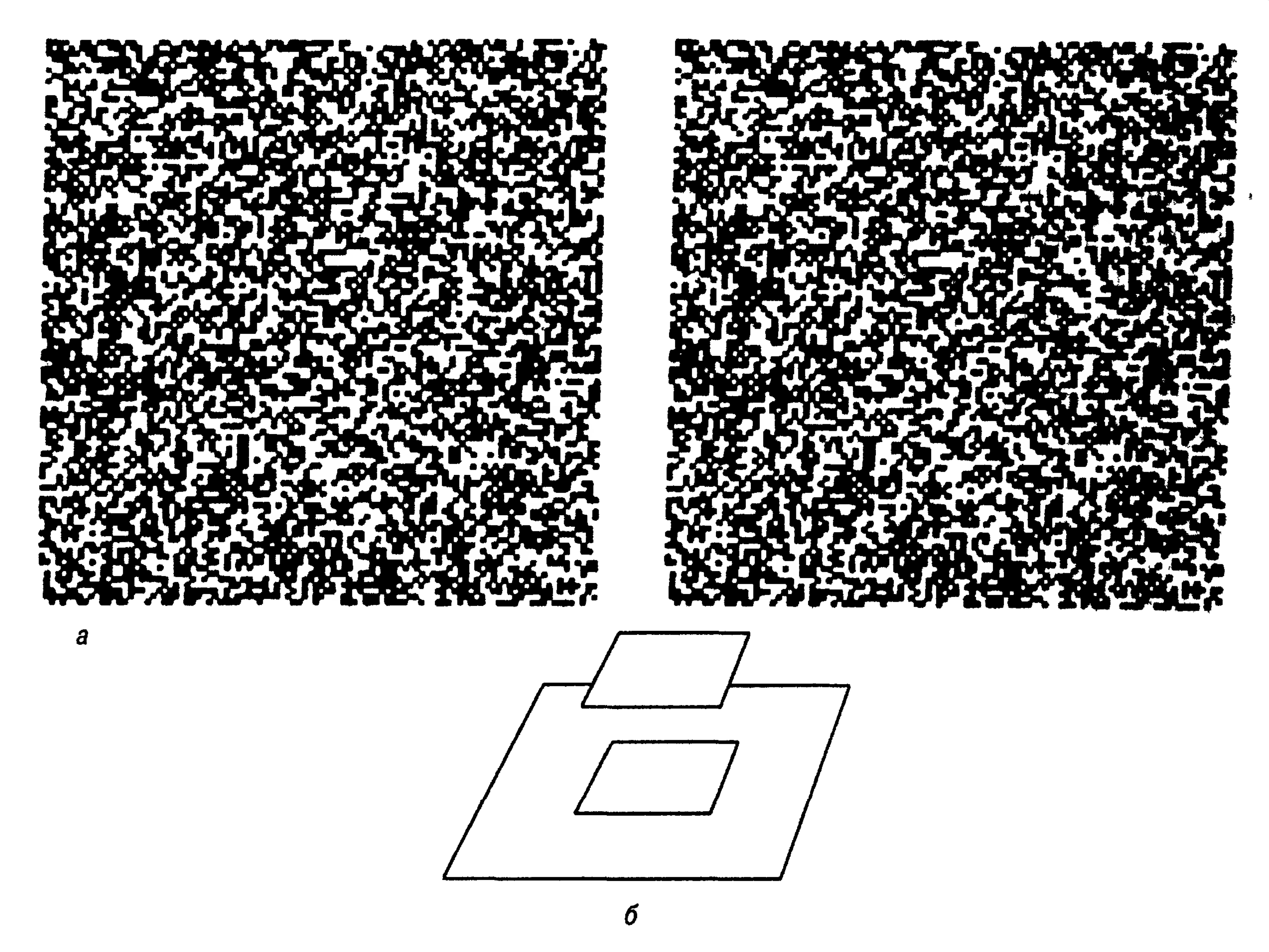


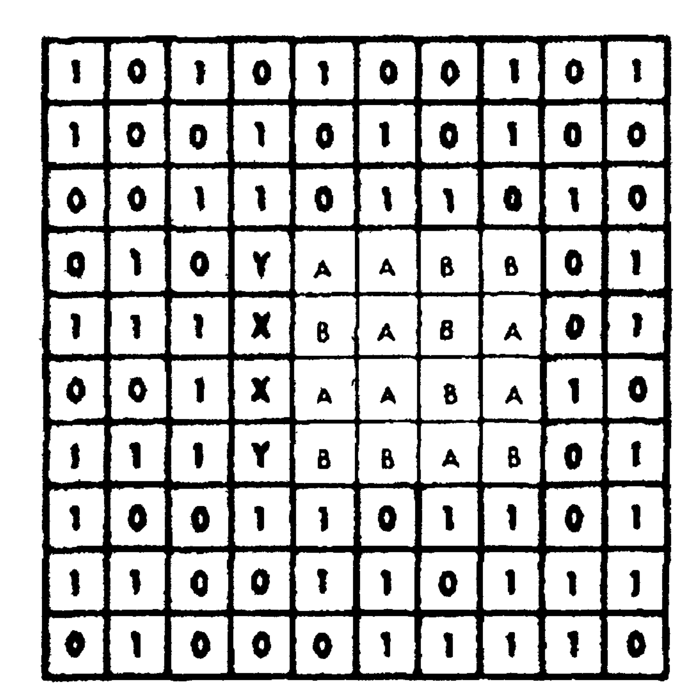
Рис. 9.25. Стереограммы, образованные случайными конфигурациями точек

а – при монокуляром просмотре эти изображения воспринимаются как лишенные глубины однородно скомпонованные случайные элементы. Но при стереоскопическом слиянии в центре виден квадрат, «парящий» над фоном, и создается вполне отчетливое впечатление глубины. *б* – аналогичная картина – «парящий» над фоном квадрат – наблюдается и при просмотре анаглифа этой стереограммы в правильно подобранных по цвету очках. (*Источник:* B. Julesz. *Foundation of cyclopean perception.* Chicago: University of Chicago Press, 1971, p. 21)

латерально в противоположных направлениях. При взгляде на любой из этих рисунков, образующих стереопару, невозможно увидеть каких-либо признаков глубины или формы, ибо в них нет никаких монокулярных признаков. Однако при стереоскопическом слиянии этих двух рисунков в центре отчетливо виден небольшой квадрат, соответствующий латерально смещенному участку и «парящий» над окружающей его текстурой (рис. 9.25, *б*).

Как схематически показано на рис. 9.26, смещенные участки правого и левого квадратов случайно-точечной стереопары отличаются друг от друга.

Центральный участок левого квадрата смещен вправо, а правого — влево. Благодаря этому латеральному сдвигу центрального участка на правую и левую сетчатку проецировались разные изображения, как было бы, если бы маленький центральный квадрат действительно лежал отдельно, впереди текстуры, образованной случайной конфигурацией точек. В итоге для этого маленького центрального участка возникает бинокулярная диспарантность (т. е. левый и правый глаз видят его не совсем одинаково), и при стереоскопическом просмотре стереопары создается впечатление, что центральный участок лежит над фоном — текстурой, образован-



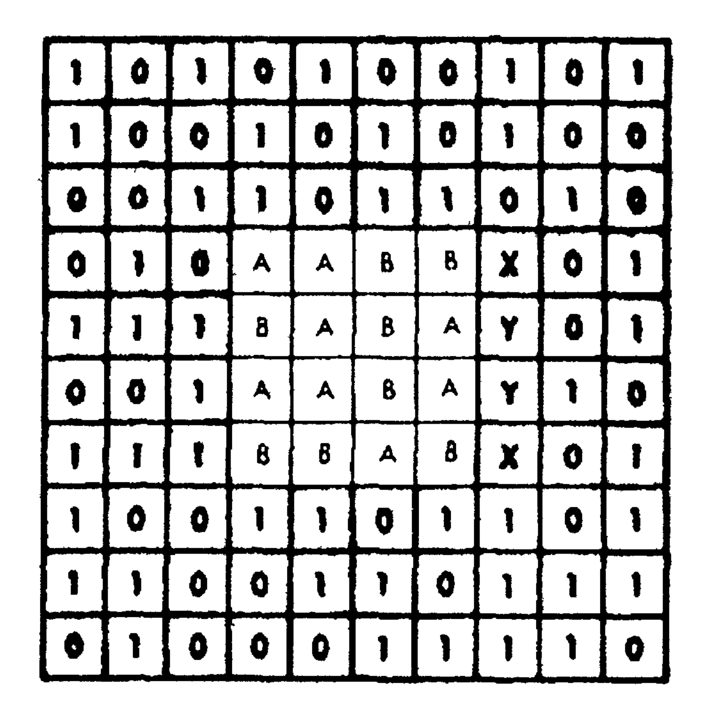


Рис. 9.26. Схематическое изображение процесса создания случайно-точечных стереограмм, представленных на рис. 9.25

Левый и правый рисунки – практически идентичные текстуры, образованные случайными конфигурациями точек, исключение составляют лишь их центральные участки: они смещены относительно друг друга по горизонтали в разные стороны так, словно представляют собой цельные поверхности. Смещенные участки (они образованы ячейками А и В) покрывают определенные участки фона, образованного ячейками 1 и 0. Благодаря сдвигу, свободные участки фона (ячейки *X* и *Y*) остаются непокрытыми и заполняются дополнительными случайными элементами. (*Источник:* B. Julesz. *Foundation of cyclopean perception*. Chicago: University of Chicago Press, 1971, p. 21)

ной случайной конфигурацией точек. Если центральный участок левого квадрата сместить влево, а правого — вправо (т. е. если создать обратную диспарантность между левым и правым квадратом), то при стереоскопическом просмотре этой стереопары будет казаться, что центральный квадрат лежит на поверхности позади текстуры, образованной случайной конфигурацией точек.

По мнению Джулеза (Julesz, 1964, 1971), из случайно-точечных стереограмм стереоскопический эффект извлекается зрительной системой автоматически благодаря определенному процессу, протекающему на нейронном уровне. Этот процесс, результатом которого является восприятие глубины, включает сопоставление тех участков рисунков, которые идентичны для обоих глаз, и оценку остающихся участков бинокулярных диспарантностей. Для возникновения эффекта глубины, или стереопсиса, достаточно одной бинокулярной диспарантности, поскольку, как уже отмечалось выше, в расположении элементов случайно-точечных стереограмм нет ничего — ни изобразительных признаков глубины, ни знакомых очертаний, — что могло бы навести на мысль о смещении одного участка относительно другого.

Локальный стереопсис/глобальный стереопсис. Случайно-точечные стереограммы — уникальной пример двойственности восприятия глубины. При просмотре таких простых стереограмм, как те, что представлены на рис. 9.24, *б* и *в*, нет никакой неопределенности в том, какие именно линейные сегменты проекций на левой и правой сетчатках соответствуют друг другу. Проекции на левую и правую сетчатки каждым из полуполей подобных стереопар дают достаточное количество монокулярно распознаваемых стимулов, которые могут быть поэлементно сопоставлены зрительной системой друг с другом для создания стереоскопического

эффекта. Подобная однозначная, не вызывающая сомнений локализация глубины называется **локальным стереопсисом**. В отличие от традиционных стереопар стереопары Джулеза не содержат никаких узнаваемых структур, и ничто в двух полуполях его стереопар «не сообщает» зрительной системе о возможности попарного сравнения каких-либо элементов изображений на правой и левой сетчатках для достижения стереопсиса. Следовательно, случайно-точечные стереограммы в том, что касается соответствия элементов правого и левого ретинальных изображений, — можно толковать двояко. Предполагается, что любой элемент, спроецированный на одну сетчатку, может быть сопоставлен с любым другим соседним элементом образа на другой сетчатке, но зрительная система сравнивает паттерны диспарантности двух сетчаток, а не «занимается» поэлементным сопоставлением двух ретинальных изображений. В данном случае необходим *глобальный* процесс поиска многих диспарантностей, без которых невозможно восприятие трехмерной поверхности. Поскольку требуется полное, или глобальное, сравнение диспарантных элементов, общих для обеих половин стереопар Джулеза, а не их локальное, «поточечное» сравнение, предполагаемый процесс стереоскопического восприятия стереограмм, образованных случайными конфигурациями точек, называется **глобальным стереопсисом**.

Автостереограммы. У нас нет технических возможностей продемонстрировать здесь стереопсис, достигаемый с помощью стереограмм Джулеза (впрочем, возможно, читатель не поленится посмотреть стереопару, представленную на рис. 9. 25, *а*, через стереоскоп). Однако, приложив некоторые усилия, без всяких специальных приспособлений можно испытать эффект глобального стереопсиса с помощью **автостереограммы**. Автостереограмма представляет собой специальную форму стереограммы, созданную Кристофером Тайлером (Pugliese, 1991; Tyler & Clarke, 1990; Stork & Rocca, 1989), содержащую (в пределах одного рисунка, напечатанного типографским способом) информацию для обоих глаз и, подобно стереограммам Джулеза, не имеющую никаких монокулярных признаков. Пример типичной автостереограммы представлен на рис. 9.27. Рекомендации, которым необходимо следовать, чтобы с их помощью наблюдать стереоскопический эффект, приводятся ниже, в описании эксперимента.

Первая попытка увидеть стереоизображение для многих трудна. Некоторым людям приходится в течение нескольких минут напрягать окуломоторные мышцы, но настойчивость и тренировка помогают большинству добиваться успеха. Интересно отметить, что аналогичный стереоскопический эффект можно вызвать, глядя на пол или потолок, на которые нанесен повторяющийся узор, или на обои с определенным рисунком: в конце концов у недоумевающего наблюдателя может возникнуть ощущение, что некоторые элементы потолка или пола отделяются от них, а фрагменты рисунка обоев «парят» перед стеной или на воображаемой поверхности перед ним (Pugliese, 1991). Причина этого явления заключается в том, что зрительная система «ошиблась», сопоставляя изображения повторяющегося узора на правой и левой сетчатках: она связала и стереоскопически «слила» в одно два изображения, которые являются проекциями не соответствующих друг другу элементов узора, результатом чего и становится неуместное восприятие глубины (Michison & McKee, 1987).

Экспериментальное подтверждение

Просмотр автостереограммы

При правильном просмотре рис. 9.27, *а* будет видно изображение знакомого объекта, лежащего на переднем плане, на фоне образованной точками текстуры. Задача наблюдателя – сфокусировать взгляд на двух точках, расположенных над рисунком, и таким образом конвергировать глаза, чтобы видеть три точки. Иными словами, глаза должны конвергировать на точке, лежащей перед рисунком. Ниже приводятся описания нескольких способов выполнения этого требования. Ваша задача упростится, если, пока вы стараетесь получить стереоизображение, кто-нибудь будет медленно читать вам этот текст вслух.

Держите карандаш длиной примерно 6 дюймов (около 15 см) перед рисунком таким образом, чтобы его кончик был направлен примерно на середину расстояния между двумя точками (рис. 9.27, *б*). Зафиксировав взгляд на кончике карандаша, вы сможете увидеть и две точки над рисунком. Продолжая фиксировать взгляд на кончике карандаша, медленно перемещайте карандаш взад-вперед до тех пор, пока вместо двух точек не увидите три точки, расположенные на одной прямой. (Это значит, что теперь ваши глаза конвергированы именно настолько, насколько нужно.) До тех пор пока ретинальные изображения кончика карандаша и слившейся «центральной» точки не приобретут четкость, поддерживайте это положение глаз, затем медленно переведите взгляд на центральную точку и отодвиньте карандаш. Если ваши глаза стремятся вернуться в исходное положение, продолжайте попытки до тех пор, пока не сможете стабильно поддерживать восприятие конфигурации из трех точек. У одних наблюдателей образ объекта в стереоскопической глубине проступает мгновенно, другим для этого приходится поддерживать фиксацию в течение нескольких минут.

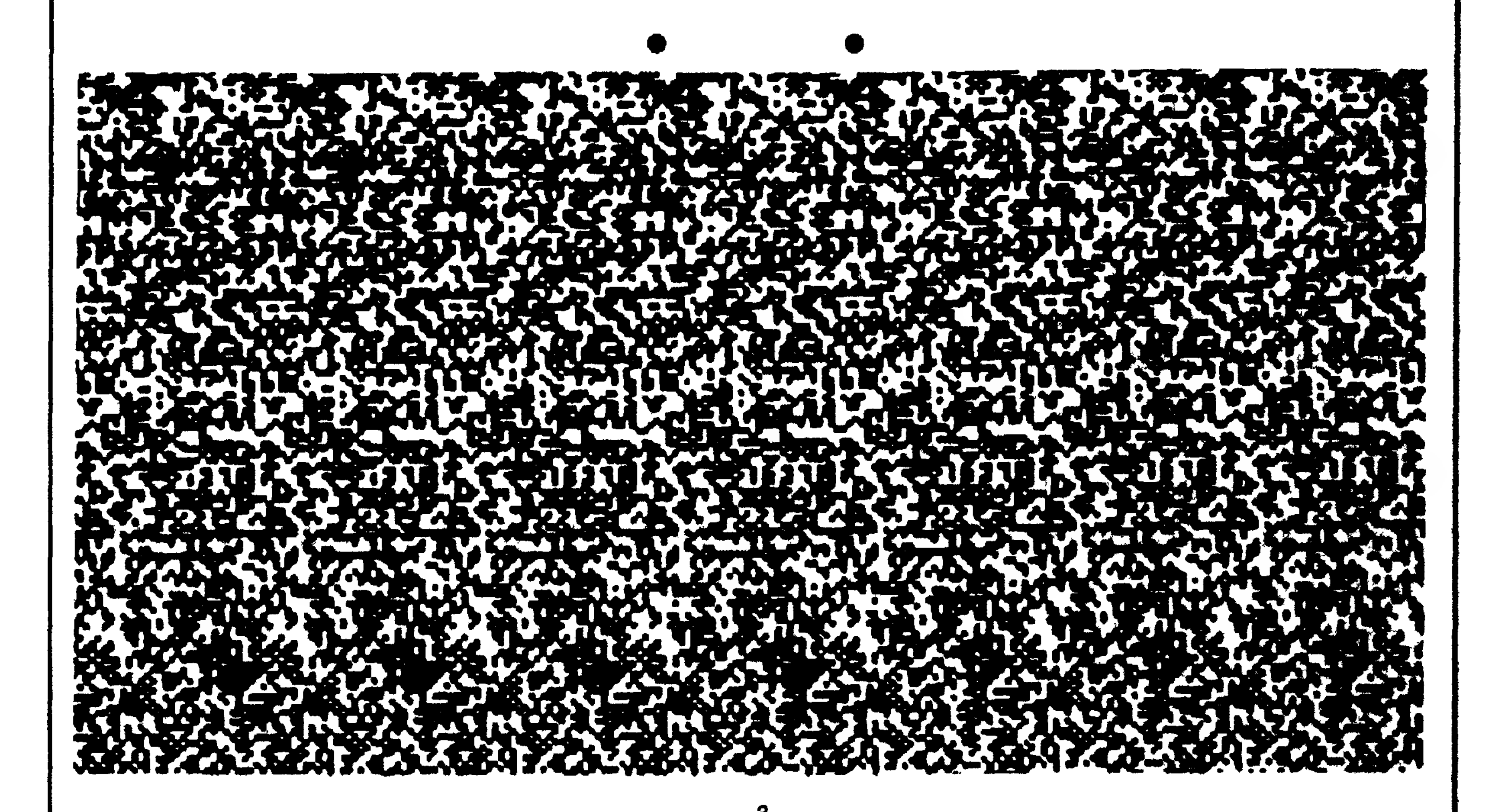
Если после нескольких попыток вам так и не удалось увидеть стереоскопического изображения, попробуйте воспользоваться другими способами. Как и при первой попытке, держите карандаш так, чтобы его кончик был на уровне середины расстояния между двумя точками. Но теперь фиксируйте взгляд не столько на карандаше, сколько на самом рисунке. Поскольку ваш взгляд зафиксирован на рисунке, вы увидите двойственное перекрестное изображение карандаша. Медленно подвиньте карандаш так, чтобы два его изображения оказались на одних линиях с двумя точками фиксации над рисунком, после чего медленно сфокусируйте взгляд на кончике карандаша. Два расплывающихся изображения карандаша должны конвергировать в одно, указывающее на центральную точку. Продолжайте фокусировать взгляд на кончике карандаша до тех пор, пока центральная точка не станет четко видна. Это может потребовать некоторого времени, но когда это произойдет, вы увидите, как в глубине фона возникает центральная фигура.

Третий способ получения стереоскопического изображения, которое на этот раз появится *под* текстурировнной поверхностью (поскольку глаза будут конвергировать на точке, лежащей ниже плоскости рисунка), заключается в следующем. Глядя на верхнюю часть рисунка, постарайтесь фокусировать взгляд на поверхности, лежащей за точками, например на полу или на стене, до тех пор, пока вместо двух точек не появятся три. Задержите взгляд на трех точках на несколько мгновений, а затем, не меняя точки фокусирования взгляда, медленно опускайте глаза вниз до тех пор, пока не увидите в глубине «спрятанный» объект. *Подсказка* (хоть она и не облегчит вашу задачу!): в глубине видна та же фигура, что и изображенная на рис. 7.16 в главе 7.

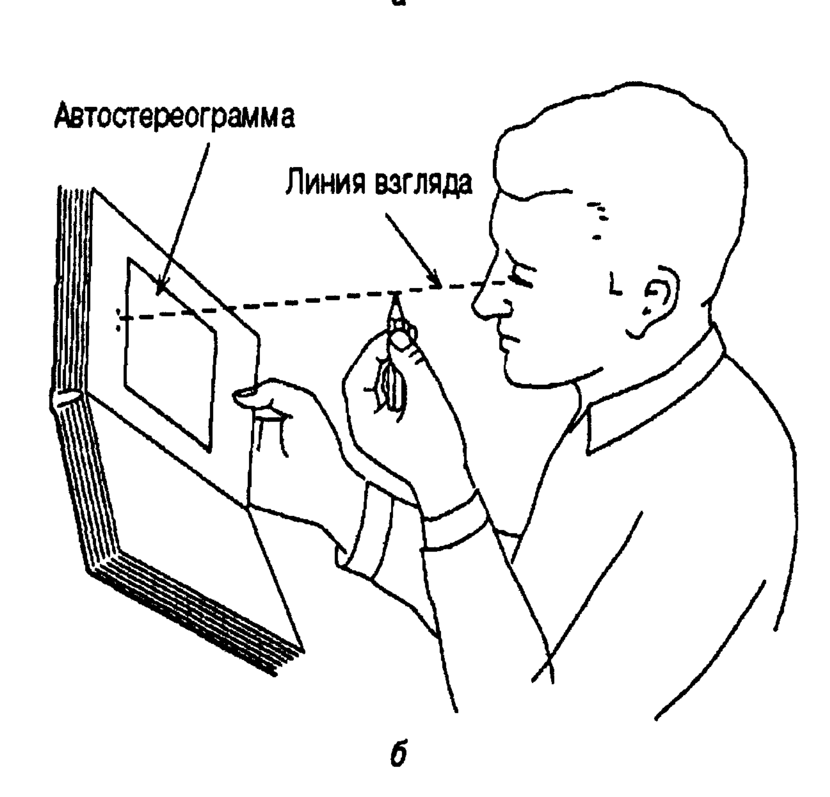
И последнее. Если, испробовав все описанные выше способы, вы так и не увидели стереоскопического изображения, попробуйте поступить следующим образом. Поднесите страницу, на которой нарисована автостереограмма, как можно ближе к глазам, так чтобы рисунок

превратился в расплывшееся пятно. В этот момент ваш взгляд сфокусирован на точке, лежащей позади поверхности страницы. Затем, *как можно медленнее,* отодвигайте страницу от лица таким образом, чтобы автостереограмма все время оставалась не в фокусе. Если она все же оказалась в фокусе, это значит, что вы, возможно, слишком далеко отодвинули страницу (или сделали это слишком быстро). Помните, важно, чтобы автостереограмма была *не в фокусе*! Попробуйте еще раз, отодвигая страницу еще медленнее и время от времени останавливаясь, и делайте это до тех пор, пока не «проявится» трехмерное изображение.

Автостереограмма – необычная и трудная задача для зрительной системы, поскольку нужно сфокусировать глаза на расстоянии, отличном от того, на котором расположен сам рисунок. Но если у вас два глаза и вы не страдаете *стереослепотой* (см. следующий подраздел), то при известной тренировке (и терпении) вы сможете увидеть стереоскопическое изображение.



а



б

Рис. 9.27. Автостереограмма (*а*) и способ ее просмотра (*б*)

Одно из наиболее значительных открытий, сделанных в ходе изучения циклопического восприятия с помощью случайно-точечных стереограмм, заключается в том, что стереоскопическое вйдение может возникнуть не только при полном отсутствии монокулярных признаков глубины, но даже и при отсутствии каких-либо распознанных контуров или форм. При монокулярном просмотре стереограммы Джулеза воспринимаются как совершенно неупорядоченные текстуры, в которых нет даже намека на узнаваемые контуры или формы. Следовательно, стереоскопическое вйдение может не только предшествовать восприятию формы, но может также и происходить без ее распознавания. Иными словами, восприятие очертаний и форм не является обязательным условием достижения стереоскопического эффекта. Как отмечали Галик и Лоусон, циклопическое восприятие свидетельствует о том, что «не столько контуры наталкивают [нас] на мысль о глубине, сколько глубина — на мысль о контурах» (Gulick & Lawson, 1976, p. 272).

Восприятие стереоскопического эффекта с помощью стереограмм, образованных случайными конфигурациями точек, доступно не только взрослым, но и младенцам. По одним данным она проявляется с 3,5-месячного возраста (Fox et al., 1980), по другим — с 6-месячного (Petrig et al., 1981). Более того, эта форма стереоскопического вйдения свойственна не только человеку, но и другим биологическим видам. Способность к восприятию стереоскопического эффекта с помощью случайно-точечных стереограмм проявляют соколы (Fox, Lehmkuhl & Bush, 1977), кошки (Fox & Blake, 1970) и обезьяны (Bough, 1970).

Циклопическая стимуляция создается уникальным сочетанием лабораторных условий, обеспечивающим техническое отделение друг от друга монокулярной и бинокулярной форм предъявления информации. Наблюдение за большинством пространственных событий осуществляется без подобных ограничений. В реальной жизни пространственному восприятию способствует комбинация различных пространственных признаков визуальных стимулов и эффективность восприятия зависит от того, насколько эти признаки сочетаются друг с другом. Однако специфические возможности стереоскопического вйдения принесли немалую пользу пространственному восприятию окружающего мира. Оно не только позволяет наблюдателю извлекать точную информацию о глубине и расстоянии между объектами и поверхностями и тем самым вносит свой вклад в такие процессы, происходящие на более высоких уровнях зрительной системы, как, например, координация движений глаз и рук, но и способствует *унитарному* (*совокупному*) восприятию тех отличительных признаков, которые лежат на одной глубине. Иными словами, перцептивный процесс группирования и интегрирования пространственных отличительных признаков, лежащих на одной глубине или одинаково удаленных от наблюдателя, способствует узнаванию объекта. Фрисби следующим образом выразил эту мысль:

> Возможно, именно распознавание защитной окраски было самым первым результатом того, что в ходе эволюционного развития биологические виды получили бинокулярное зрение. Не исключено, что настоящим оправданием бинокулярного зрения стала возможность распознавать с его помощью характерное сочетание полос — отличительный признак, принадлежащий тигру (или иному хищнику, или желанной, но спрятавшейся добыче), и отделять их от полос, образуемых ветвями, прутьями

и листьями дерева, в котором он притаился, готовясь к прыжку. Подобное предположение находится в полном соответствии с открытием случайно-точечных стереограмм, ибо они показывают, сколь велики возможности стереопсиса в том, что касается распознавания защитной окраски как отличительного признака: любой объект можно увидеть только после того, как произойдет бинокулярное слияние его образов... Возможно, благодаря особой способности воспринимать глубину, основным оружием которой является стереоскопическое зрение, зрительная система гораздо лучше может разложить общую картину на ее составляющие и таким образом выполнить возложенную на нее работу — увидеть, что же это такое (Frisby, 1980, р. 155).

Нейрофизиологические основы бинокулярной диспарантности

Физиологической основой стереоскопического зрения являются обнаруженные у многих млекопитающих, в том числе и у человека, клетки, избирательно реагирующие на бинокулярную диспарантность. Иными словами, существуют клетки, слабо реагирующие на монокулярную стимуляцию, но активные по отношению к стимуляции, в результате которой возникают отличные друг от друга ретинальные изображения (бинокулярная диспарантность). Эти клетки, названные *детекторами диспарантности*, активируются, когда соседствующие друг с другом группы стимулов идентичных диспарантностей достигают обеих сетчаток (Barinaga, 1998; Dobbins et al., 1998; Heydt et al., 1978; Hubel & Wiesel, 1970; Ohzawa et al., 1990; Poggio, 1995; Poggio & Poggio, 1984; Sakata et al., 1996; Trotter et al., 1995). Это значит, что бинокулярная стимуляция избирательно возбуждает различные пулы детекторов диспарантности, «настроенных» на различные диспарантности. Некоторые детекторы «имеют узкую полосу пропускания» и реагируют на стимулы, бинокулярная диспарантность которых либо невелика, либо вовсе отсутствует; особенно активно они реагируют на стимулы, лежащие исключительно на линии фиксации или на близком к ней расстоянии (т. е. на раздражители, лежащие внутри ФЗП гороптера и стимулирующие соответствующие точки сетчаток, см. рис. 9.21). Другие клетки избирательно реагируют только на стимулы, лежащие перед или за линией фиксации взгляда.

Так, Поггио и Фишер изучали активность нейронов коры головного мозга обезьяны при фиксации ее взгляда на точке, лежащей на определенном расстоянии от нее (Poggio & Fischer, 1977). Исследователи предъявляли ей стимулы, располагая их перед или за точкой фиксации взгляда. Они обнаружили, что если взгляд обезьяны был зафиксирован на определенной точке, нейроны коры ее головного мозга вели себя по-разному: в некоторых клетках потенциалы действия возникали только тогда, когда предъявленные обезьяне стимулы располагались перед точкой фиксации (и клетки тормозились, когда стимулы располагались за точкой фиксации), а некоторые клетки вели себя диаметрально противоположным образом: они тормозились стимулами, располагавшимися перед точкой фиксации, и активировались стимулами, располагавшимися за ней. Так было доказано, что в коре головного мозга приматов имеются клетки, не просто реагирующие на бинокулярную стимуляцию, но избирательно реагирующие на положение стимула относительно точки фиксации.

Изложенное выше позволяет нам сделать вывод о том, что существуют как минимум три класса клеток, обрабатывающих бинокулярную информацию о глуби-

не: клетки, избирательно «настроенные» на плоскость фиксации и ФЗП, клетки, стимулируемые раздражителями, лежащими перед плоскостью фиксации, и тормозимые раздражителями, находящимися за ней, и клетки, активируемые стимулами, лежащими за плоскостью фиксации, и тормозимые раздражителями, находящимися перед ней (см. также Poggio, 1995).

Некоторые результаты изучения психофизики мозга человека подтверждают факт существования детекторов диспарантности, реагирующих только на стимулы, расположенные на определенном расстоянии от точки фиксации взгляда (Richards, 1970; 1971; Richards & Regan, 1973; см. также Blake & Cormick, 1979; Cormick et al., 1993). Люди, страдающие **стереослепотой**, не способны воспринять глубину объекта только с помощью стереоскопического признака или бинокулярной диспарантности (хотя они и воспринимают глубину с помощью других признаков). О некоторых людях можно сказать, что они страдают частичной стереослепотой: они не способны использовать стереоскопические признаки для локализации объекта, лежащего за или перед плоскостью фиксации взгляда. Подобные наблюдения согласуются с представлением о существовании трех классов детекторов диспарантности: первого — для объектов, лежащих на линии фиксации и имеющих нулевую диспарантность, а также для объектов, лежащих внутри ФЗП, второго — для объектов, лежащих за линий фиксации, и третьего — для объектов, лежащих перед ней. Следовательно, исходя из представленных в данном подразделе результатов физиологических исследований можно сказать, что стереослепота (или частичная стереослепота) человека является результатом нарушения нормального соотношения между детекторами диспарантности всех трех классов.

Взаимодействие пространственных признаков

Использование и происхождение некоторых моно- и бинокулярных признаков глубины и удаленности, как правило, характерных для большого количества стимулов, содержащихся во внешней среде, ставит перед нами несколько вопросов. Какие признаки наиболее важны? Насколько эффективно монокулярное восприятие глубины? Является ли восприятие пространства результатом постепенного научения в ходе контактов с окружающей действительностью или оно — данность, проявление врожденных перцептивных навыков, ответ на непосредственную стимуляцию сетчатки, не требующий от наблюдателя никакой обработки информации? Мы обсудим эти вопросы в последних подразделах данной главы, но они будут фигурировать и в следующих двух главах. Однако вначале мы расскажем о двух точках зрения — конструктивистской и экологической (см. главу 1) — на природу и источник зрительной информации, доступной наблюдателю и используемой им для восприятия глубины и расстояния.

Конструктивистский подход к пространственным признакам

По мнению **конструктивистов**, наблюдатель играет активную роль в комбинировании, оценке и интерпретации пространственной информации, которую он получает от разных пространственных признаков. Иными словами, для того чтобы восприятие «состоялось», наблюдатель должен обработать информацию, полученную

за счет различных пространственных признаков. Следовательно, в этом процессе участвуют и опыт наблюдателя, и его знания об окружающей обстановке. Обсудим такой пространственный признак, как интерпозиция, речь о которой шла в начале данной главы. Если один объект частично перекрывает другой, мы практически сразу же понимаем, что не полностью закрытый объект находится дальше от нас, чем объект, закрывающий его. Но откуда нам это известно? Более конкретно этот вопрос можно сформулировать так: откуда нам известно, что частичное перекрывание является источником информации об относительной удаленности объектов? В соответствии с конструктивистским подходом, знание о том, что частичное загораживание и удаленность связаны между собой, является результатом опыта, приобретаемого нами в результате общения с окружающей средой, поскольку частичное загораживание одних объектов другими — чрезвычайно распространенное явление.

В этой связи правомочен и другой вопрос: почему сходящиеся железнодорожные рельсы создают восприятие удаленности (т. е. линейную перспективу)? И в данном случае ключ к ответу лежит в контактах с окружающей действительностью. Точно так же можно объяснить и многие другие пространственные признаки, описанные в данной главе, однако принципиальная идея конструктивистского подхода заключается в следующем: наши заключения о взаимном расположении объектов в пространстве основаны на опыте, полученном в результате общения с различными признаками глубины и удаленности. Мы «конструируем» зрительную обстановку исходя из нашей интерпретации множества пространственных связей между элементами, находящимися в поле нашего зрения (Hochberg, 1988; Rock, 1986, 1995).

Экологический подход Гибсона

За последние несколько десятилетий немногие психологи оказали такое влияние на представления о восприятии пространства, как Джеймс Дж. Гибсон (Gibson, 1950, 1966, 1979). Возможно, самой оригинальной и противоречивой в системе взглядов Гибсона является его идея **экологического восприятия**, суть которой заключается в том, что во многих естественных ситуациях вполне достаточный объем информации о взаимном расположении предметов в пространстве воспринимается скорее *непосредственно*, чем является результатом анализа и обработки различных признаков глубины и удаленности. Гибсон исходит из того, что вся необходимая информация о глубине и удаленности содержится в ретинальных изображениях, которые сами по себе являются надежными источниками информации об окружающей обстановке. По Гибсону, информации, которую несут в себе эти изображения, вполне достаточно для всестороннего восприятия мира и не требуется ни ее интерпретации, ни ментальной обработки, ни оценки пространственных признаков (Nakayama, 1994). Информация, содержащаяся в ретинальных изображениях, скорее *воспринимается непосредственно*, нежели обрабатывается.

Гибсон также подчеркивает роль постоянных изменений сетчаточного образа, являющихся результатом динамических взаимодействий, вызванных движениями наблюдателя. Несмотря на перемещения наблюдателя, изменения окружающей

обстановки и изменения изображения на сетчатке, некоторые источники динамической информации остаются постоянными. Гибсон назвал подобную информацию **инвариантами**. В качестве примера рассмотрим *паттерны оптического потока* (описанные в главе 8) и *естественную перспективу*, о которой рассказано в начале данной главы. Когда наблюдатель двигается, контуры непрерывно перемещаются по сетчатке — при этом элементы со всех сторон последовательно выходят за границы поля зрения по мере того, как в нем появляются новые, — но паттерн оптического потока (естественный оптический ряд) остается неизменным. Паттерн *оптического потока* во время движения наблюдателя не изменяется. Градиенты текстуры также являются источниками инвариантной информации. При увеличении расстояния элементы текстуры всегда становятся «тоньше», менее заметными, а при уменьшении расстояния — грубее, заметнее. То же самое может быть сказано и о *параллаксе движения*. Кажущиеся различия в скоростях, проецируемые на сетчатку из разных участков поля зрения в результате движения наблюдателя, являются источниками непосредственной информации об относительном расстоянии.

Большинство ученых, изучающих зрение, полагают, что согласиться можно со многими, но отнюдь не со всеми утверждениями Гибсона Такие выделяемые им пространственные переменные, как, например, градиенты текстуры и паттерн оптического потока, обтекающего движущегося наблюдателя, безусловно, являются надежными источниками инвариантной информации о глубине и удаленности. Однако его утверждения, что восприятие пространства в большинстве случаев заложено в ретинальном изображении и не требует никакой ментальной или когнитивной обработки и что на него мало влияет предшествующий опыт наблюдателя, некоторым ученым вполне могут показаться слишком нетрадиционными и ограниченными (Bruce & Green, 1990; Hochberg, 1981; Ulman, 1980). Как уже отмечалось выше, многие пространственные признаки усваиваются в результате опыта и требуют некоторых мыслительных процессов. И мы уже знаем, что большинство исследователей считают восприятие продуктом как различных моно- и бинокулярных признаков глубины, так и инвариантной информации. Следовательно, представляется разумным согласиться с тем, что наше восприятие мира (по крайней мере отчасти) не является непосредственным, прямым восприятием, а конструируется нами на основе многих источников пространственных признаков.

Однако влияние подхода Гибсона чрезвычайно велико. Он пополнил наши знания о содержательных и надежных источниках динамической информации, доступной наблюдателю в реальном мире, а именно об инвариантной информации, содержащейся в ретинальном изображении.

Зрительный обрыв

Когда мы в реальной жизни имеем дело с глубиной и удаленностью, в нашем распоряжении обычно оказывается несколько источников информации, и они почти всегда снабжают нас надежными сведениями о пространстве. Нельзя не согласиться с тем, что увеличение числа признаков означает увеличение объема информации, получаемой наблюдателем, и точности восприятия им глубины и простран-

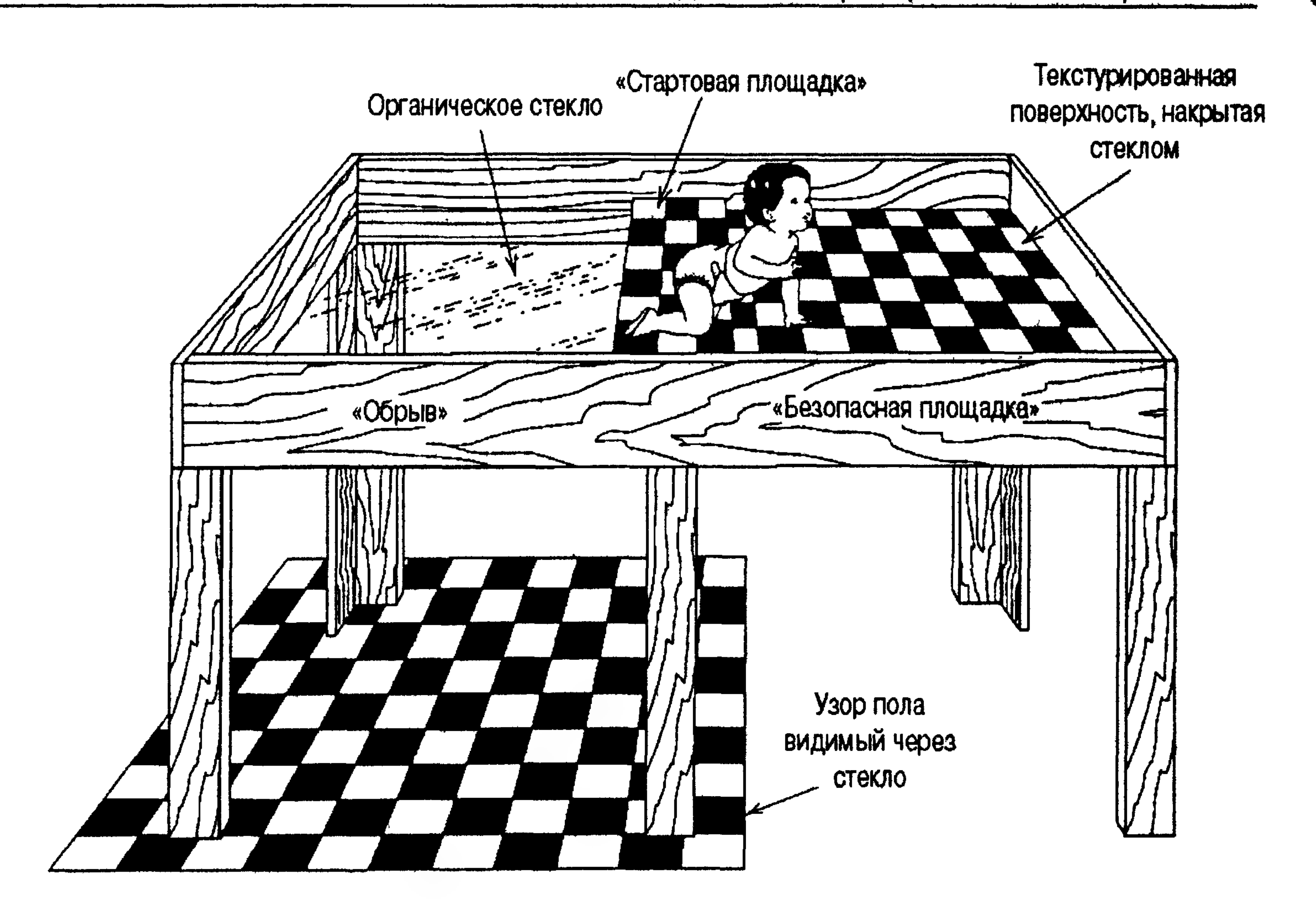


Рис. 9.28. Установка для изучения зрительного обрыва
(*Источник*: R. D. Walk. The study of visual depth and distance perception in animals. В кн.: D. S. Lehrman, R. A. Hinde & E. Shaw (Eds.). *Advances in the study of behavior*. New York: Academic Press, 1965, p. 103)

ства. Однако все ли признаки одинаково важны или одни важнее других? Возможна ли эффективная оценка глубины с помощью монокулярного зрения? Большой вклад в поиск ответа на эти и другие принципиальные вопросы, связанные с восприятием глубины животными, принадлежащими к разным видам, внесли Элеонора Гибсон и Ричард Уолк, создавшие для этого специальное приспособление — **зрительный обрыв** (Gibson & Walk, 1960; Walk & Gibson, 1961). Один из вариантов установки для изучения зрительного обрыва представлен на рис. 9.28, на котором изображена центральная стартовая площадка, разделяющая пол на две части, каждая из которых по-разному стимулирует зрительную систему.

Та часть листа плексигласа, которая лежит непосредственно на текстурированной поверхности, может быть условно названа «безопасной площадкой», на противоположной стороне аналогичная текстурированная поверхность расположена немного ниже, т. е. создан «обрыв». Назначение плексигласа, покрывающего и «безопасную площадку», и «обрыв», — обезопасить испытуемых и уравнять такие признаки обеих половин поверхности, как температура, запах и звукоотражательная способность. Следовательно, если обе поверхности освещены одинаково, испытуемому доступна только та зрительная информация, которую ему хотят сообщить экспериментаторы. Опыт проводится следующим образом: животное помещают на «стартовую площадку», разделяющую «безопасную площадку» и «обрыв». Из этого положения животное может видеть «безопасную часть» поверхности и «обрыв» — ее «опасную» часть — глубину, покрытую куском органического стекла, т. е. то, что животное увидело бы, окажись оно на краю настоящего обрыва.

Поскольку восприятие глубины представляет собой адаптивную способность, функционально отшлифованную естественным отбором и важную для выживания биологических видов, можно ожидать, что оно либо присуще большинству животных, либо легко усваивается ими. Более того, эта способность должна сформироваться и начать функционировать к тому моменту, когда животное начинает самостоятельно передвигаться, т. е. к тому времени, когда у него возникает потребность в ней. Следовательно, фундаментальное предположение, которым руководствовались исследователи, проводя опыты со зрительным обрывом, заключалось в следующем: если животным свойственна тенденция избегать падения, они неизменно будут перемещаться на безопасную площадку. Результаты, полученные при изучении восприятии глубины со зрительным обрывом, вполне можно назвать выдающимся открытием. Проведя множество опытов не только с разными животными, в том числе с земноводными, птицами, разными видами мелких и с некоторыми видами крупных млекопитающих, приматами, но и с маленькими детьми, создатели этого метода пришли к выводу о существовании у всех испытуемых ярко выраженной тенденции избегать обрыва.

Более того, постоянно варьируя источники информации о безопасной площадке и обрыве, Гибсон и Уолк смогли выделить именно те отличительные признаки глубины, от которых зависело ее восприятие животными. Как бы ни варьировались и ни уравнивались независимо друг от друга все возможные признаки «безопасной площадки» и «обрыва» (относительная величина, градиенты текстуры и т. д.), животные со стартовой площадки неизменно перебирались на безопасную. Независимо от ограничения зрительных возможностей, до тех пор пока у животных оставалась возможность поворачиваться или поворачивать голову, они избегали приближения к «обрыву». Единственным признаком, который не мог быть уравнен для «безопасной площадки» и «обрыва» и который, судя по всему, играл роль доминанты эффективного поведения животных, был *параллакс движения*. Иными словами, информация, необходимая животным для того, чтобы воспринимать разные глубины и избегать «обрыва», извлекалась ими из относительной скорости перемещения изображений объектов по сетчатке в тот момент, когда их глаза сканировали обе половины поверхности — «безопасную площадку» и «обрыв».

Значит ли это, что эффективное восприятие глубины возможно и без бинокулярного зрения? Судя по всему — да, по крайней мере в тех ситуациях, где есть край, за которым — «обрыв» и возможное падение. Сравнение результатов тестирования на зрительном обрыве животных с би- и монокулярным зрением убедительно доказывает, что монокулярное зрение дает надежную информацию о глубине. Следовательно, в том, что касается предотвращения встречи с «обрывом», монокулярное зрение столь же эффективно, как и бинокулярное. Попутно хочется отметить и такую интересную подробность: то, что монокулярное зрение дает надежную информацию о глубине, убедительно продемонстрировали люди, которые, пользуясь только одним глазом, прекрасно ориентировались в таких сложных пространственных контекстах, которые характерны, например, для профессионального спорта или авиации. Покойный конгрессмен от штата Аризона Моррис К. Удалл (Udall) в пятилетнем возрасте лишился правого глаза, но он настолько

хорошо смог компенсировать утрату бинокулярного зрения, что в конце 40-х гг. не только стал форвардом баскетбольной команды Аризонского университета, но даже некоторое время занимался профессиональным баскетболом в составе команды *Denver Nuggets*, и все это — с искусственным глазом (Severo, 1998).

Быть может, самым известным и драматичным примером эффективного использования монокулярного зрения является Уили Пост, летчик, который на заре авиации, в 1933 г., первым облетел земной шар в одиночку. У Поста не только был всего лишь один глаз, но он летал в то время, когда летчикам приходилось больше полагаться на свои интуицию и опыт, чем на показания приборов или заранее разработанный план полета, иными словами, основным источником пространственной информации им служили собственные зрительные впечатления и восприятие происходящего. А это значит, что после соответствующей тренировки мы прекрасно можем обходиться и одним глазом. Однако поскольку утрата одного глаза влечет за собой и потерю остроты зрения, источником которой является бинокулярная диспарантность, и очевидную потерю половины поля зрения, нельзя не согласиться с тем, что два глаза — все же гораздо лучше, чем один.

Выводы

В этой главе идентифицированы и описаны отличительные признаки трехмерного пространства, стимулирующие зрительную систему, и процессы, на которых основано восприятие пространства. В зависимости от того, какое зрение необходимо для восприятия пространства — монокулярное или бинокулярное, признаки восприятия глубины и удаленности также подразделяются на монокулярные и бинокулярные. К статическим монокулярным признакам относятся интерпозиция (частичное загораживание), воздушная перспектива, затененность и светимость, элевация, линейная перспектива, градиенты текстуры, относительный размер и знакомый размер. Благодаря статическим монокулярным признакам возможно восприятие глубины изображения, представленного на плоскости, — пикторальное (картинное) восприятие. Описаны также и три непикторальных, динамических, признака глубины — параллакс движения, естественная перспектива и аккомодация.

Затем мы обсудили бинокулярные признаки, требующие интеграции информации, получаемой двумя глазами, — конвергенцию и бинокулярную диспарантность. Обсуждая бинокулярные признаки, мы рассказали и о таких связанных с ними явлениях, как корреспондирующие точки сетчаток, гороптер и фузионная зона Панума (ФЗП) и о том, какую роль они играют в стереопсисе — зрительном восприятии глубины и объема.

Затем мы рассказали о бинокулярном соперничестве — о явлении, возникающем тогда, когда правый и левый сетчаточные образы заметно отличаются друг от друга, что привело нас к рассмотрению необычной формы стереопсиса — циклопического восприятия, связанного с просмотром случайно-точечных стереограмм. Тесно связана с этой и другая рассмотренная нами проблема — локальный и глобальный стереопсис, которые мы проиллюстрировали на примере восприятия автостереограммы. Мы подчеркнули важную роль циклопического восприя-

тия и стереограмм, образованных случайными конфигурациями точек. стереопсис не только предшествует восприятию формы, но может также иметь место и в отсутствие восприятия формы Восприятие формы не является необходимым условием стереопсиса.

Описаны также и нейрофизиологические основы бинокулярной диспарантности и высказано предположение о том, что в зрительной системе есть определенные клетки, играющие роль детекторов диспарантности. Свидетельства в пользу существования детекторов диспарантности различных типов согласуются с результатами изучения такого явления, как стереослепота.

В заключительном разделе главы мы обсудили вопрос о взаимодействии пространственных признаков, обратив основное внимание на два подхода к восприятию пространства: на конструктивистский подход и на экологический подход Гибсона. Сторонники конструктивистского подхода исходят из того, что восприятие глубины основано как на практическом опыте и на знании окружающего пространства, так и на обработке и оценке информации, получаемой с помощью доступных признаков пространства В отличие от них Гибсон и его последователи полагают, что в наиболее естественных условиях видения вполне достаточно той информации о глубине и удаленности, которая содержится в оптическом потоке, отражаемом от объектов. Более того, эта информация воспринимается наблюдателем непосредственно, она не требует от него ни обработки, ни оценки и не связана с его предыдущим опытом. В соответствии с этой точкой зрения информации, получаемой от таких признаков, как плотность текстуры и параллакс движения, вполне достаточно для восприятия глубины и удаленности и не требуется ни дополнительной обработки, ни оценки этой информации.

Завершает главу описание установки для изучения зрительного обрыва и некоторых результатов исследований, выполненных с ее использованием и позволяющих сделать вывод о том, что динамичный монокулярный признак — параллакс движения — является надежным источником информации, необходимой для восприятия глубины.

Ключевые слова

Автостереограмма
Аккомодация
Анаглиф
Бинокулярная диспарантность (бинокулярный параллакс)
Бинокулярное соперничество
Бинокулярные признаки
Воздушная перспектива
Гороптер
Градиенты текстуры
Естественная перспектива
Затененность и светимость
Знакомый размер
Зрительный обрыв
Инварианты
Интерпозиция (частичное загораживание)
Конвергенция
Конструктивистский подход
Корреспондирующие точки сетчатки
Линейная перспектива
Локальный и глобальный стереопсис
Монокулярные пространственные признаки

Некорреспондирующие точки сетчаток
Относительный размер
Параллакс движения
Пикторальное (картинное) восприятие
Пикторальные (картинные) признаки
Случайно-точечные стереограммы
Стереограммы
Стереоскоп
Стереопсис
Фузионная зона Панума
Циклопическое восприятие
Экологический подход Гибсона
Элевация

Вопросы для проверки усвоения материала

1. Перечислите монокулярные признаки глубины и удаленности, способствующие восприятию трехмерного пространства. Перечислите статичные монокулярные пикторальные признаки. Чем они отличаются от динамичных монокулярных признаков, требующих движения?
2. Объясните, почему благодаря рассеиванию коротковолнового света, участвующего в восприятии воздушной перспективы, небо кажется голубым?
3. Чем отличаются друг от друга такие признаки, как знакомый размер и относительный размер? При каких условиях ви́дения признак, называемый привычным размером, особенно полезен?
4. Что такое пикторальное восприятие? Какие признаки участвуют в нем?
5. Чем отличаются друг от друга параллакс движения и естественная перспектива? В чем суть параллакса движения и какова его роль как монокулярного признака глубины и удаленности? Что общего между параллаксом движения, естественной перспективой и аккомодацией?
6. Перечислите бинокулярные признаки глубины и расстояния. Какую дополнительную информацию, необходимую для восприятия пространства, они дают (помимо той, что обеспечивают монокулярные признаки)?
7. Что такое бинокулярная диспарантность? Отвечая на этот вопрос, вспомните о гороптере и ФЗП. Почему бинокулярная диспарантность может быть названа источником информации о взаимном расположении объектов?
8. Что такое корреспондирующие и некорреспондирующие точки сетчаток? Каким образом некорреспондирующие точки сетчаток участвуют и в слиянии образов (в пределах ФЗП), и в двойном ви́дении?
9. Что такое стереопсис? Проанализируйте это явление и объясните, почему просмотр стереограмм с помощью стереоскопа может имитировать его?
10. Что такое циклопическое восприятие? Как его можно продемонстрировать и чем он отличается от обычного стереоскопического восприятия? Чем отличаются друг от друга локальный и глобальный стереопсис?
11. Известно, что монокулярные статические признаки, конвергенция и знакомство наблюдателя с объектами способствуют достижению стереопсиса. О чем в этой связи свидетельствует циклопическое восприятие? В какой

мере монокулярное восприятие контуров является необходимым условием стереоскопического зрения?

12. Какую информацию дает стереопсис наблюдателю? Как стереоскопическое зрение животных разных видов удовлетворяет их специфические потребности в пространственной информации?
13. Насколько бинокулярное зрение необходимо для эффективного восприятия пространства? Решение каких задач, связанных с восприятием пространства, возможно благодаря бинокулярному зрению? Можно ли, пользуясь только монокулярным зрением, решать задачи, требующие безукоризненной пространственной ориентации?
14. Как экологический подход Дж. Дж. Гибсона и конструктивистский подход трактуют восприятие пространства? Чем эти трактовки отличаются друг от друга? Какую информацию Дж. Дж. Гибсон назвал инвариантами? Какую роль в восприятии пространства, по мнению сторонников обоих подходов, играют предшествующий опыт наблюдателя и когнитивные процессы?
15. Какие перцептивные способности могут быть продемонстрированы и оценены с помощью зрительного обрыва? Какие признаки восприятия глубины играют при этом решающую роль?

ГЛАВА 10

Константность и иллюзии

В реальной жизни люди, как правило, постоянно движутся и воспринимают всевозможные объекты с разного расстояния, под разными углами зрения и при разном освещении. Благодаря этим ежеминутно происходящим переменам характер стимуляции сетчатки постоянно изменяется. Однако вопреки всем изменениям ретинальных изображений воспринимаемый нами мир отличается замечательной стабильностью и неизменностью. Мы продолжаем точно воспринимать цвет, яркость, размер и форму объектов. Эта способность называется константностью восприятия, и, обсудив ее в данной главе, мы значительно расширим свои представления о восприятии пространства.

Бóльшая часть этой главы посвящена тем условиям, которые системно искажают восприятие пространства — зрительным иллюзиям. Мы также рассмотрим роль константности восприятия и пространственных признаков восприятия глубины и удаленности в возникновении некоторых иллюзий и расскажем о попытках объяснить их, обратив особое внимание на то, как основанные на опыте попытки объяснить зрительные иллюзии помогают нам понять некоторые процессы, лежащие в основе восприятия реального пространства. Известно огромное количество зрительных иллюзий, и некоторые из них будут описаны в этой главе. Однако наше внимание будет сосредоточено только на тех иллюзиях, которые имеют непосредственное отношение к пространственному восприятию и явились предметом либо сравнительно недавно проведенных исследований, либо исследований, ставших классическими. Мы также представим существующие объяснения некоторых иллюзий, основанные на общих принципах восприятия, однако следует сразу же оговориться, что практически ни одна из известных иллюзий не находит такого объяснения, с которым можно было бы полностью согласиться.

Константность восприятия

Одновременно с изменением пространственного положения объекта относительно наблюдателя постоянно и существенно изменяется и характер светового потока, воздействующего на наблюдателя. Причиной изменения взаимного положения наблюдателя и объекта в пространстве могут быть как перемещения объекта, так и движения наблюдателя. Изменение пространственного положения сопровожда-

ется изменениями в распределении света, воздействующего на сетчатки глаз наблюдателя, в результате чего изменяются величина проекции объекта, его форма и светимость. Однако вопреки меняющимся условиям стимуляции мы неизменно воспринимаем все постоянно присущие объекту качества, ибо в результате эволюции наша перцептивная система приобрела способность к восприятию объектов такими (более или менее), каковы они на самом деле. Окружающий нас большой, воспринимаемый нами мир стабилен и наделен относительно неизменными физическими свойствами. Эта стабильность восприятия при наличии изменений в физической стимуляции называется **константностью восприятия**.

Константность восприятия — одно из наиболее значительных достижений эволюции, однако при всей своей важности этот механизм зрительной системы не вполне изучен и нередко вступает в противоречие с нашим пониманием некоторых аспектов пространственного восприятия. Константность восприятия реализуется автоматически и дана нам от рождения; она настолько широко распространена, что мы обычно не задумываемся о той роли, которую она играет в нашем взаимодействии с окружающим миром. Без константности восприятия непрерывно меняющиеся условия стимуляции превратились бы в ряд хаотичных зрительных ощущений. Лежащая перед вами страница кажется вам белой независимо от того, чем она освещена — луной или яркой настольной лампой. Когда вы удаляетесь от нее или приближаетесь к ней, вам не кажется, что ее величина заметно увеличивается или уменьшается. Однако в соответствии с законами геометрии величина изображения страницы на сетчатке пропорциональна расстоянию между страницей и вами. По своей форме эта страница — прямоугольник, и ее форма не зависит от того, под каким углом вы смотрите на нее, однако ее изображение на сетчатке по своей форме практически всегда гораздо ближе к трапеции, нежели к прямоугольнику. Наша способность воспринимать неизменными отличительные признаки окружающей обстановки — *константность восприятия* — базируется отнюдь не только на абсолютном количестве отраженного света или на форме и величине ретинального изображения. Иными словами, эта способность — нечто большее, чем простое восприятие изолированных визуальных стимулов. Наблюдатель должен каким-то образом оценить и интерпретировать сигналы, принимаемые им в ходе стимуляции, учитывая всю совокупность обстоятельств, в которых она происходит. То, что в константности восприятия проявляются и когнитивные моменты, и физическая стимуляция, иллюстрируется *константностью восприятия светлоты*.

Константность восприятия светлоты

Хотя термины *светлота* и *яркость* иногда используются как синонимы, разница между ними важна (Jacobsen & Gilchrist, 1988). На практике термином *светлота* характеризуют качество поверхности — степень «сероватости» поверхности или объекта, занимающих промежуточное место между черным и белым, — которая не зависит от освещенности. *Яркость* поверхности характеризует перцептивные эффекты интенсивности отражаемого ею света, или *светимость*. Так, при изменении интенсивности освещения — при переходе от яркого к тусклому свету — степень светлоты листа белой бумаги практически не изменится (т. е., несмотря на изменение светимости, она по-прежнему будет восприниматься как белая), но изменение

светимости приведет к изменению ее яркости. Короче говоря, яркость зависит от освещенности, а светлота, как правило, — нет.

Константность восприятия светлоты (иногда ее называют также *константностью восприятия белизны*) характеризует явление, заключающееся в том, что светлота объекта остается относительно постоянной даже при изменении его освещенности. Например, даже оказавшаяся в глубокой тени заснеженная дорога воспринимается нами как белая, а освещенный солнцем кусок угля — как черный, и оба этих восприятия более или менее корректны, хотя свет, отражаемый углем, может быть гораздо интенсивнее света, отражаемого снегом. Каким-то образом мы учитываем не только информацию об интенсивности света, отражаемого этими двумя поверхностями, но и информацию об общих условиях освещенности.

Мысль о восприятии света, отраженного от объекта или поверхности, как неизменного — вопреки физическому изменению светимости, воздействующей на наши глаза, — не нова для читателей. Вспомните то, что было сказано в главе 5 о *константности цветовосприятия*. Восприятие цветового тона объектов и поверхностей практически не зависит от спектрального состава освещающего их света. Мы компенсируем эти изменения, принимая во внимание общее освещение всего, что находится в поле нашего зрения, и поэтому цвет предмета остается постоянным независимо от того, каким именно светом — солнечным, электрическим или люминесцентным — он освещен. Аналогичный компенсаторный механизм характерен и для константности восприятия светлоты. Эти две константности настолько тесно связаны между собой, что иногда константность восприятия светлоты рассматривают как частный случай константности цветовосприятия.

Альбедо. Чтобы объяснить такое явление, как константность восприятия светлоты, необходимо помнить о таком постоянном свойстве поверхности, как **альбедо**, или *отражающая способность*. Альбедо — это отношение количества света, отражаемого поверхностью или объектом, к количеству света, падающего на них. Альбедо представляет собой свойство поверхности, не зависящее от степени ее освещенности. Иными словами, *отношение* количества отражаемого поверхностью или объектом света к количеству падающего на них света остается постоянным независимо от интенсивности освещающего их света. Например, лист белой бумаги, аналогичный данной странице, может иметь альбедо равное, допустим, 0,8. Это значит, что он отражает примерно 80 % падающего на него света. Следовательно, как бы ни была освещена эта страница — ярко или не очень ярко, — она будет отражать одно и то же количество падающего на нее света, а именно 80 %.

Кроме того, если предположить, что при обычных условиях страница освещена неравномерно (например, на нее падает тень), все равно светлота всей страницы будет восприниматься как более или менее одинаковая. Подобная стабильность светлоты возможна потому, что вся поверхность страницы отражает одинаковую часть падающего на нее света, хотя абсолютное количество света, падающего на разные ее участки, различно.

Свойства константности светлоты. Чтобы эффективно пользоваться таким свойством, как альбедо, нужно знать общие условия освещения. В реальной жизни есть много признаков, по которым можно судить о природе его источника и об интенсивности. Мы прекрасно осознаем присутствие таких очевидных источников

света, как солнце, люстра или настольная лампа. К тому же, поскольку обычно в поле нашего зрения находится не один объект, а несколько, все объекты, расположенные на близком расстоянии друг от друга, будут освещены одинаково. Это значит, что если освещенность объекта, на котором сфокусирован наш взгляд, внезапно изменяется не важно — по какой причине — изменяется и освещенность объектов, находящихся рядом с ним. Так или иначе, но зрительная система учитывает постоянные изменения общей освещенности и соответствующим образом компенсирует их, сохраняя константность восприятия светимости. Например, если вы смотрите на эту страницу, положив книгу на стол или поставив ее на колени, а интенсивность освещения, которое дает люстра, постепенно уменьшается, каждый раз на одну и ту же величину, и книга, и окружающие вас объекты в равной мере станут менее различимыми. Изменение общей освещенности одинаково сказалось на большинстве объектов, находящихся в поле вашего зрения, но благодаря их индивидуальным альбедо они продолжают отражать ту же часть общего количества падающего на них света, что и до изменения освещенности.

Нам уже известно, что окружающие объект предметы влияют на восприятие степени интенсивности его цвета. Обсуждая такое явление, как контраст (глава 6, рис. 6.7), мы говорили о том, что на восприятие поверхности влияет и ее фон. Применительно к данному контексту, можно сказать, что в известных пределах на степень светлоты поверхности заметно влияет освещенность прилегающих к ней участков. Классический опыт Ганса Уоллаха следующим образом иллюстрирует это явление (Wallach, 1948, 1963). Проецируя на экран, помещенный в темной комнате, световой круг и окружая его кольцом света, он нашел, что, светлота светового круга может быть изменена в широких пределах простым изменением светлоты окружающего его кольца от низкой до высокой.

В своей наиболее известной работе, посвященной роли сетчатки в константности восприятия светлоты, Уоллах привел доказательства неизменности степени светлоты круга при равенстве относительных изменений светлоты круга и кольца (рис. 10.1).

На экран, установленный в темной комнате, Уоллах проецировал два световых круга, окруженных кольцами света. Когда наблюдатель подобрал такую светлоту тестового круга *б*, которая соответствовала светлоте стандартного круга *а*, оказалось, что для достижения этого результата достаточно светлоты 90, а не 180 мЛ (светлота стандартного круга). Причина заключалась в том, что при светлоте тестового круга, равной 90 мЛ, отношение его светлоты к светлоте окружавшего его кольца было равно 2 (180 : 90), т. е. это отношение было равно отношению светлоты круга и кольца *а* — 360 : 180. Подобный результат свидетельствует о том, что воспринимаемая светлота определяется не абсолютной светлотой, а *относительной* светлотой соседних участков.

Подобное зафиксированное относительное изменение — это именно то, что происходит в естественных условиях, когда изменяется общая освещенность. Как уже отмечалось выше, обычно в поле зрения находится не один, а много связанных друг с другом объектов. А это значит, что изменение освещенности одинаково сказывается на них всех. На рис. 10.2 представлены резко отличающиеся друг от друга условия освещенности куска угля, лежащего на листе белой бумаги.

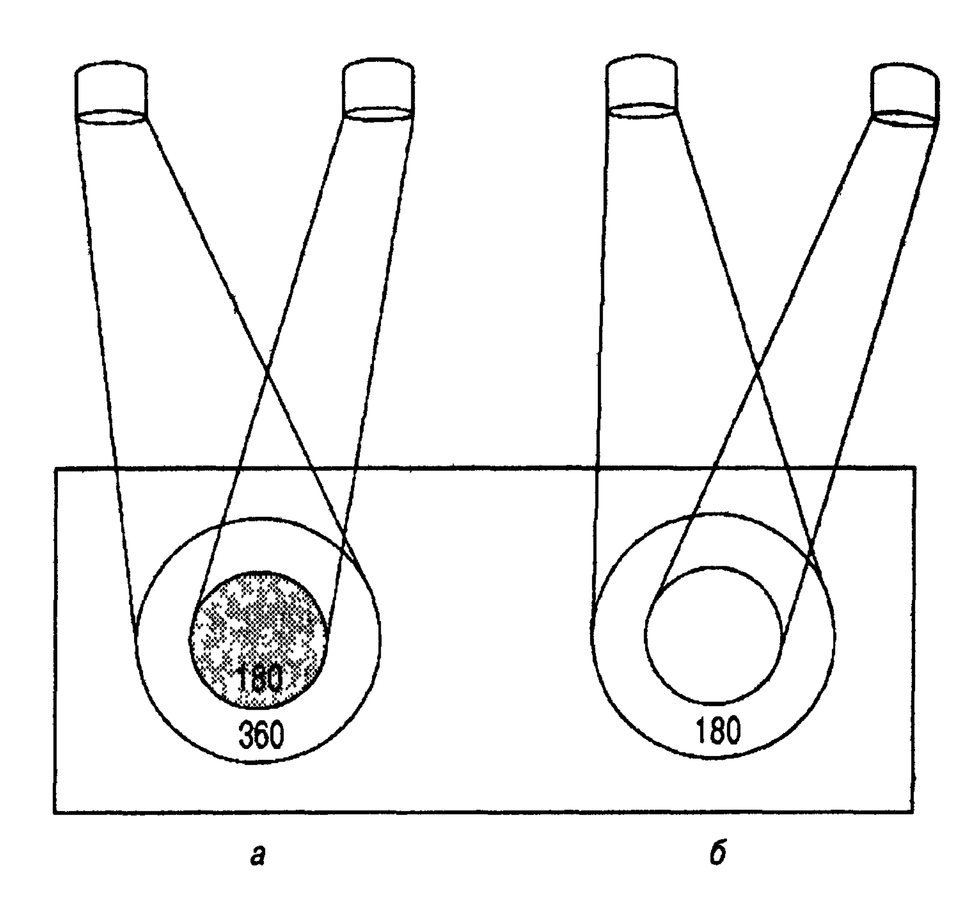


Рис. 10.1. Приспособление для демонстрации зависимости константности степени светлоты от относительной освещенности поверхности и ее фона

Оба световых круга и окружающие их кольца – *а* и *б* – спроецированы на экран, установленный в темной комнате, двумя прожекторами. Светлота кругов и колец контролируется разными прожекторами, которые включаются независимо друг от друга. Для *а* отношение светлоты кольца к светлоте круга равно 2 : 1 (360 : 180 мЛ). Чтобы круг *б*, светлота кольца вокруг которого была равна 180 мЛ, казался таким же ярким, как и круг *а*, его светлота должна быть равной 90 мЛ. До тех пор, пока отношения светлоты кругов и их колец остаются постоянными, светлота обоих кругов кажется одинаковой, несмотря на изменения общей освещенности. (*Источник*: Wallach, 1963)

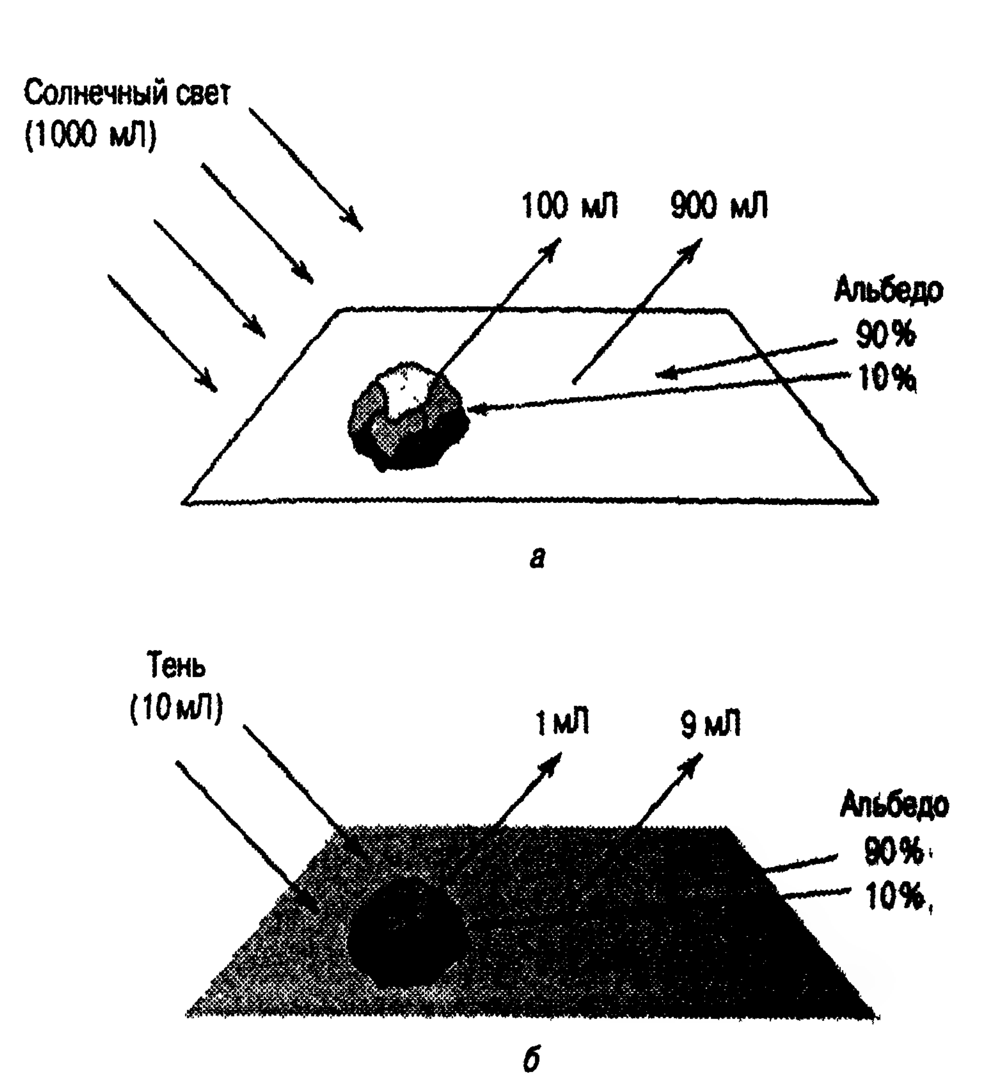


Рис. 10.2. Кусок угля и лист белой бумаги при разной освещенности

Объекты на *б* равномерно освещены светом, количество которого равно 1/100 общего количества света, освещающего объекты на *а*. Однако поскольку в обоих случаях объекты отражают равное количество падающего света (соответствующее их альбедо, или отражательной способности), отношения светлоты куска угля и листа белой бумаги на *а* и *б* равны между собой и составляют 1 : 9. Именно поэтому в обоих случаях объекты кажутся освещенными одинаково. (*Источник*: Hochberg, 1964)

Несмотря на то что освещенность на *а* значительно отличается от освещенности на *б*, в обоих случаях каждый объект — и уголь, и бумага — отражает одинаковую часть падающего на него света (альбедо угля и бумаги равны 0,1 и 0,9, а их отражательная способность — 10 и 90 % соответственно). Следовательно, *отношение* интенсивностей света, отражаемого куском угля и листом бумаги, равное 1:9, постоянно и одинаково для обоих условий освещенности — для *а* и *б*. Пока свет, освещающий объект или поверхность, точно так же освещает и соседствующие с ним объекты и поверхности, отношение светлоты объекта или поверхности к светлоте его «соседей» будет неизменным, хотя сами по себе условия освещенности могут измениться весьма существенно. Именно поэтому при изменении интенсивности падающего света светлота объекта, воспринимаемого на каком-либо фоне, не кажется изменившейся: изменение общей освещенности в равной мере сказалось *на всех* прилегающих к нему объектах.

Из сказанного следует, что в тех случаях, когда фон, на котором воспринимается объект, освещен плохо или вовсе не освещен, константность восприятия светлоты должна ослабевать. Если освещен только сам объект (а это может быть в том случае, если наблюдатель не видит источника света или предприняты какие-либо специальные меры для того, чтобы свет *не попадал* на фон), воспринимаемая светлота объекта будет целиком определяться только его освещенностью и ни о какой константности восприятия светлоты не будет и речи. Зрительная система реагирует на относительную светлоту объектов и поверхностей, находящихся в поле зрения. Вывод, который может быть сделан на основании этого, заключается в следующем: важным фактором константности восприятия светлоты является относительный, а не абсолютный характер изменений освещенности объектов и поверхностей.

Константность восприятия светлоты в полной мере проявляется отнюдь не во всех ситуациях, сказанное прежде всего относится к ситуациям, отмеченным нехваткой признаков фона. Отдельно взятый лист белой бумаги при очень плохом освещении может показаться сероватым, а при ярком освещении — белым, а это уже свидетельствует о том, что константность восприятия светлоты в данном случае не проявляется. Однако в некоторых ситуациях наши собственные знания об объекте могут оказаться сильнее того эффекта, который возникает вследствие отсутствия фона. Например, знание того, что объект представляет собой кусок угля или лист белой бумаги, может очень сильно повлиять на восприятие его светлоты даже тогда, когда константность восприятия светлоты практически «не работает», т. е. когда объект полностью изолирован от других объектов и поверхностей.

Константность восприятия размера

Рассказ о константности восприятия размера мы начнем с эксперимента.

При изменении расстояния между наблюдателем и объектом размер ретинального изображения заметно изменяется, однако при обычных условиях вйдения эти изменения остаются практически не замеченными наблюдателем. Вы сами доказали это, когда то отходили от книги, то приближались к ней, и вы делаете это постоянно, всякий раз, когда физическое расстояние между вами и разными объектами изменяется. Изменение расстояния между наблюдателем и объектом в определенных пределах *не создает впечатления, что последние уменьшаются или увеличива-*

ются, несмотря на изменение их расположения. Тенденция к восприятию размеров объектов неизменными относительно наблюдателя (и размера проекции на сетчатке) является следствием **константности восприятия размера**. А это значит, что, как следует из рис. 10.3, человек, стоящий на расстоянии 15 футов (приблизительно 4,5 м) от наблюдателя, воспринимается последним точно так же, как когда расстояние между ними равно 30 футам (около 9 м), хотя в первом случае ретинальное изображение в два раза больше, чем во втором.

Обобщая все изложенное выше, можно сказать, что константность восприятия размера — это тенденция воспринимать размеры самих объектов как постоянные, несмотря на изменения размеров ретинальных изображений, происходящих при удалении объектов от наблюдателя или их приближении к нему. Действительно, в весьма широких пределах воспринимаемый размер объекта до некоторой степени не зависит от величины его проекции на сетчатке. Хотя на константность восприятия размера влияют многие факторы, самыми существенными являются признаки

Экспериментальное подтверждение

Константность восприятия размера

Проведите следующий несложный опыт. Поставьте эту книгу вертикально и обратите внимание на ее высоту (она равна примерно 9,5 дюйма (24 см)). Теперь медленно отходите от нее, продолжая обращать внимание на ее высоту. Отойдите сначала на 5 футов (около 1,5 м), потом на 10 (3 м) и наконец на 15 (4,5 м). Кажущаяся высота книги остается неизменной. Более того, если вы повторите свои действия в обратном порядке, т. е. станете приближаться к книге, по-прежнему оценивая ее высоту, последняя тоже будет оставаться постоянной. С помощью этого на первый взгляд тривиального опыта вы продемонстрировали важную особенность константности восприятия размера. Когда вы отходили от книги, а потом приближались к ней, размер ретинального изображения книги претерпевал значительные изменения: по мере увеличения расстояния между книгой и вашими глазами оно уменьшалось, а по мере его уменьшения – увеличивалось. Количественно связь между величиной ретинального изображения и расстоянием от наблюдателя до объектом иллюстрируется на рис. 10.3.

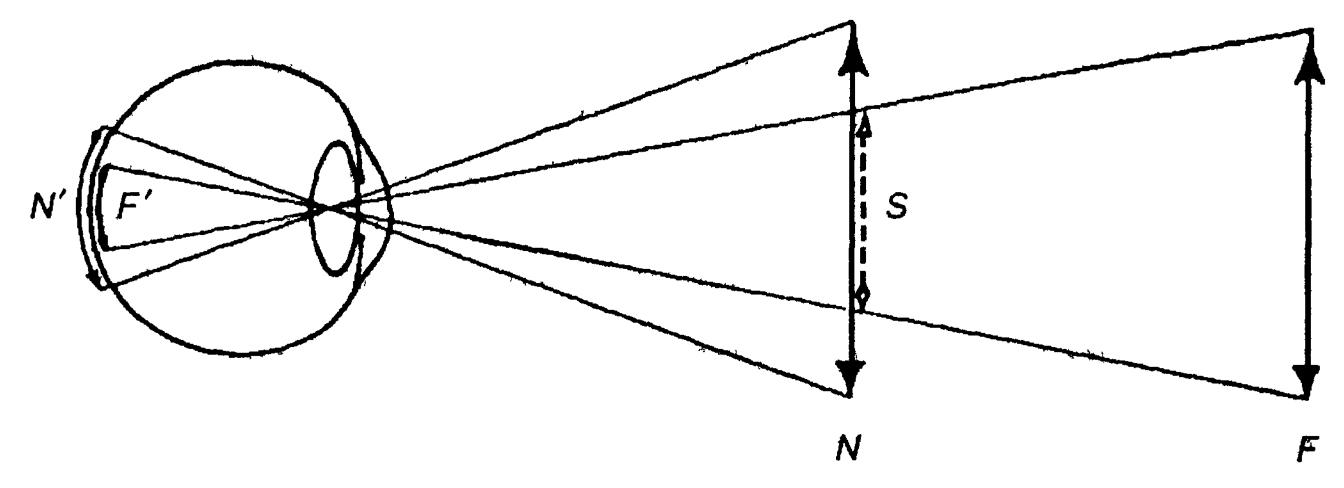


Рис. 10.3. Схема, демонстрирующая относительный размер ретинальных изображений *N'* и *F'* объектов *N* и *F*, одинаковых по величине, но расположенных на разном расстоянии от наблюдателя

Объект *F* находится в два раза дальше от наблюдателя, чем объект *N*, и поэтому его ретинальное изображение в два раза меньше, что полностью соответствует одному из законов оптики, в соответствии с которым размер проекции объекта на сетчатке обратно пропорционален расстоянию между глазом и объектом. Изображение, равное по размеру изображению объекта *N*, может также принадлежать и объекту *S*, который в два раза меньше объекта *N*, но находится рядом с ним

кажущейся удаленности и стимулы, играющие роль фона. Как следует из рис. 10.4, когда речь идет о плоскостном, двухмерном изображении, информация об удаленности — при ее правильном использовании — выявляет факт константности восприятия размера. Иными словами, константность восприятия размера компенсирует пикторальное восприятие кажущейся удаленности, обусловленное двухмерным изображением.

Когда мы взаимодействуем с окружающим миром, информация об удаленности, какой бы они ни была — очевидной или вызывающей сомнения, — постоянно учитывается нами и автоматически «запускает механизм» константного восприятия размера. Ниже приводится описание эксперимента, показывающего, насколько это «тонкая материя».

Экспериментальное подтверждение

Роль признаков удаленности в константности восприятия размера

Вышесказанное подтверждается опытом, который представляет собой вариант эксперимента, описанного в главе 9 (см. рис. 9.22). Поднимите два одинаковых карандаша, заточенными концами вверх, и держите их рядом, на расстоянии примерно 2 дюйма (5 см) друг от друга и на расстоянии около 10 дюймов (25,4 см) от лица. Обратите внимание на то, что заточенные концы кажутся вам одинаковыми. Затем, продолжая держать один карандаш на расстоянии 10 дюймов (25,4 см), отодвиньте второй так, чтобы он оказался на расстоянии примерно 20 дюймов (50,8 см) от вашего лица и чтобы расстояние между линиями расположения карандашей оставалось равным примерно 2 дюймам (5 см). Несмотря на то что теперь один карандаш в два раза дальше от вашего лица, чем другой, оба заточенных конца продолжают восприниматься вами как равные по величине. Это происходит благодаря константности восприятия размера. А теперь закройте один глаз и переместите тот карандаш, который ближе к вам, так, чтобы проекция его заточенного конца оказалась за проекцией заточенного карандаша, расположенного дальше от вас. Обратите внимание на то, что два заточенных конца кажутся вам совершенно разными по величине: заточенный конец ближе расположенного карандаша больше, чем проекция заточенного конца карандаша, лежащего от вас на расстоянии 20 футов (6 м). В этих условиях видения вы столкнулись с редукцией признаков удаленности, которая обычно имеет место при наших контактах с окружающим миром: редукция признаков ослабляет константность восприятия размера. (В данном случае ослабление константности восприятия размера никак не связано с самим монокулярным зрением как таковым. Закрыв один глаз, вы создали условия не только для того, чтобы образы двух заточенных концов расположились на сетчатке один за другим, в одну линию, но и для редукции некоторых признаков удаленности фона, а также исключили возможность появления двойственного изображения, которое обычно возникает при близком бинокулярном зрении. Как будет понятно из классического эксперимента, описанного ниже, константность восприятия размера более удаленных объектов прекрасно проявляется и при монокулярном зрении. Этот опыт убедительно доказывает, что связь между признаками удаленности и константностью восприятия размера носит случайный характер.)

Экперимент Холуэя—Боринга. Классический опыт Холуэя—Боринга демонстрирует зависимость константности восприятия размера от ряда факторов (Holway, Boring, 1941). Авторы помещали наблюдателя в точку пересечения двух длинных темных коридоров (рис. 10.5).



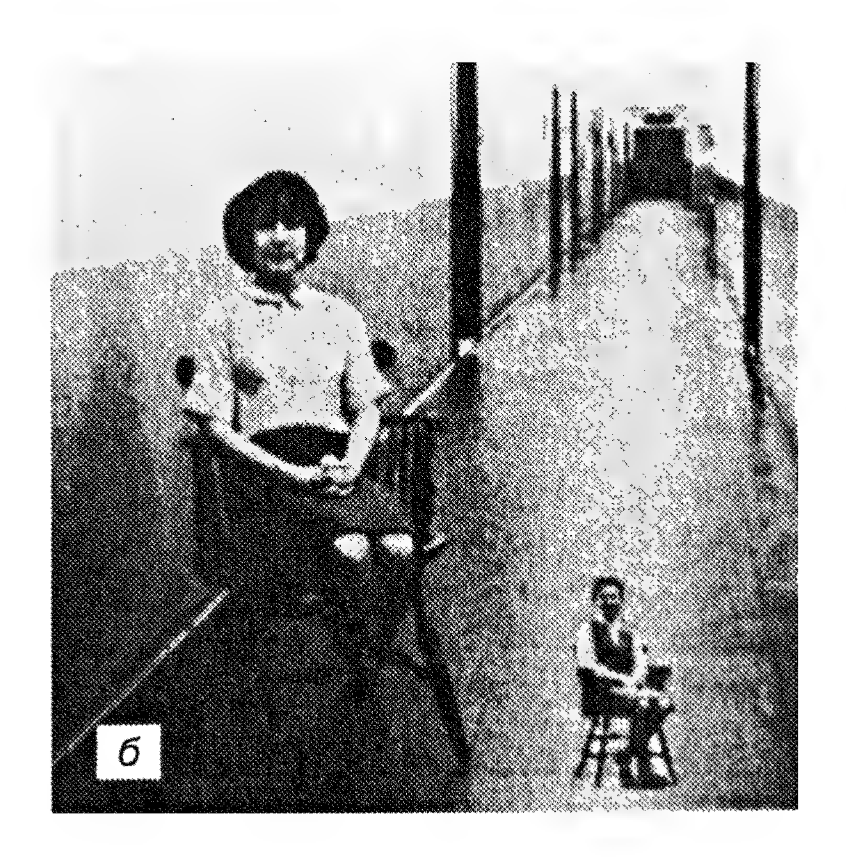


Рис. 10.4. Константность восприятия размера на фотографии

а – женщина, которая находится ближе к зрителю, располагалась на расстоянии 9 футов от фотографа, а та, что находится дальше, – на расстоянии 27 футов (около 8 м). Следовательно, отношение между величинами их ретинальных изображений равно 3 : 1. Константность восприятия размера проявляется не в полной мере: наблюдателю действительно кажется, что более удаленная от него фигура несколько меньше, но, конечно, не в три раза, как должно было бы быть. Сравните *а* с *б*. Более удаленная от зрителя женщина «убрана» с фотографии *а* и приближена к другой. Теперь наблюдателю кажется, что обе фигуры находятся на равном удалении от него и соотношение 1 : 3 становится очевидным. Ему также кажется, что женщина, которая на *б* находится справа, значительно меньше, чем на *а*, хотя физически ее изображения совершенно одинаковы. Перед нами пример константности восприятия размера на фотографии, имеющей такие пространственные признаки, как перспектива и элевация. (Обратите внимание на то, что если повернуть фотографию на 180°, степень константности восприятия размера на *а* уменьшается.) (*Источник*: E. G. Boring. Size constancy in a picture. *American Journal of Psychology*, *77*, 1964, p. 497)

В одном коридоре на расстоянии от наблюдателя, равном примерно 10 футам (3 м), устанавливали регулируемый освещенный диск — диск сравнения. В другом коридоре с расстояния от 10 до 120 футов (от 3 м до 36 м) наблюдателю предъявлялись последовательно, по одному разные тестовые диски, величина которых была

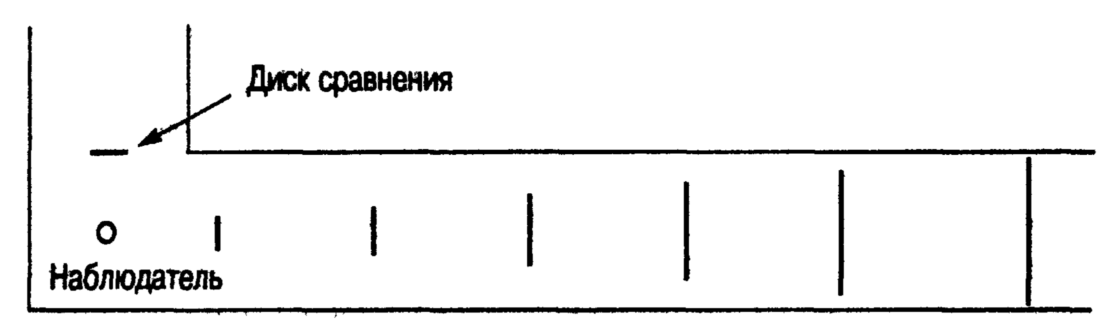


Рис. 10.5. Схема экспериментальной проверки константности восприятия размера, выполненной Холуэем и Борингом

Диск сравнения помещался на расстоянии 10 футов (3 м) от наблюдателя. Проекция тестовых дисков, помещавшихся на разном расстоянии от наблюдателя, – от 10 до 120 футов (от 3 до 36 м), – во всех случаях была равна 1°. (*Источник*: Holway & Boring, 1941)

подобрана таким образом, чтобы при угле зрения, равном 1°, их ретинальные изображения были бы равной величины независимо от того, на каком расстоянии от наблюдателя они находились Иными словами, физические размеры дисков увеличивались пропорционально их удаленности от наблюдателя таким образом, что величина их ретинальных изображений независимо от этого расстояния оставалась постоянной.

Наблюдатель должен был установить диск сравнения таким образом, чтобы величина его ретинального изображения соответствовала величине сетчаточной проекции тестового диска при угле зрения, равном 1°, причем условия проведения эксперимента существенно изменялись. По сути дела, наблюдатель должен был провести не один, а четыре разных опыта, используя: только нормальное бинокулярное зрение (опыт 1); только монокулярное зрение (опыт 2); монокулярное зрительное восприятие через маленькое отверстие, так называемый *«искусственный зрачок»*, исключающий некоторые источники информации, обычно способствующие восприятию удаленности, например бинокулярные признаки и движения головой (опыт 3). И наконец, в опыте 4 наблюдатель сталкивался с еще более значительным уменьшением количества признаков удаленности за счет того, что каждый тестовый диск окружали черной материей, создавая своеобразный тоннель, который элиминировал все признаки удаленности, обычно создаваемые полом, стенами и потолком.

Данные о степени константности, выявленной при проведении каждого из четырех описанных выше опытов, представлены на рис. 10.6.

Верхняя прямая с большим углом наклона соответствует идеальным условиям, при которых степень константности восприятия размера максимальна: наблюдатель именно так регулировал величину диска сравнения, что она точно соответствовала величине тестового диска. Самая нижняя пунктирная прямая соответствует полному отсутствию константности восприятия размера, т. е. такой ситуации, при которой величина диска сравнения была бы отрегулирована по величине тестового диска, установленного на расстоянии, равном 10 футам (3 м) (угол зрения равен 1°), независимо от того, на каком расстоянии от наблюдателя он на самом деле находился, т. е. по величине *ретинального изображения*. Иными словами, было бы достигнуто *сетчаточное* соответствие. И бинокулярное, и монокулярное зрение (опыты 1 и 2) в равной мере обеспечивали достижение максимально возможной константности восприятия размера, а это значит, что указанная константность не зависит от того, смотрит ли наблюдатель одним глазом или двумя. В обоих случаях размер диска сравнения был подобран почти так, как и было предсказано для идеальной константности восприятия размера.

Такое искусственное ограничение возможностей наблюдателя, как в опыте 3, т. е. наблюдение через маленькое отверстие, вызвало весьма заметное снижение константности. Условия, при которых проводился опыт 4, привели к почти полной утрате признаков удаленности и к еще большему снижению константности. В двух последних случаях, когда по условиям эксперимента объем информации о признаках удаленности был искусственно ограничен, суждения о величине диска сравнения базировались преимущественно на величине сетчаточного образа. При недостаточном количестве ,так же как и при полном отсутствии признаков удаленности, восприятие основывалось на величине угла зрения, спроецированного на

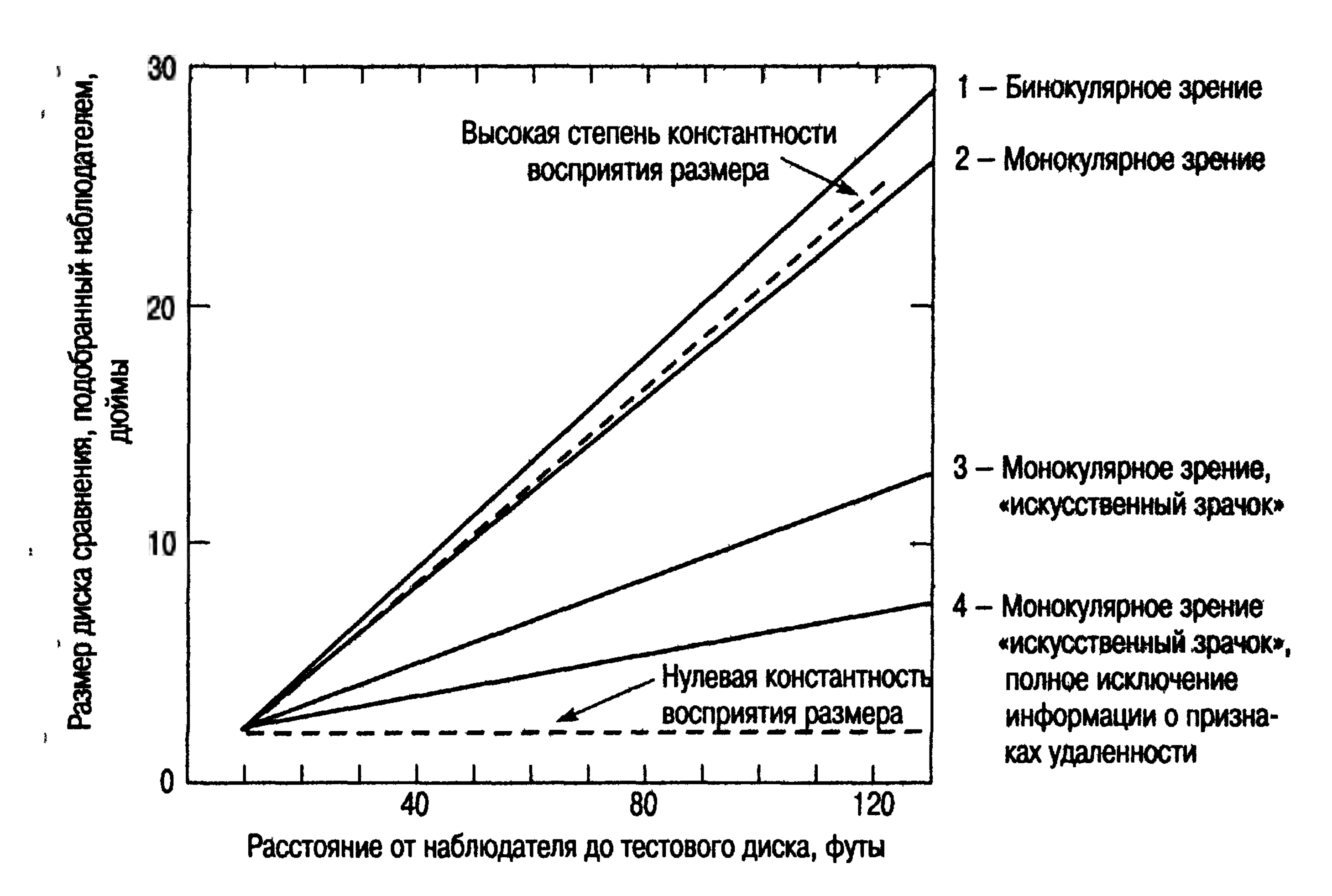


Рис. 10.6. Константность как функция признаков удаленности

На абсциссе показано расстояние между наблюдателем и стандартным диском. Чтобы величина изображений стандартного диска на сетчатке (угол зрения равен 1°) оставалась постоянной, по мере увеличения расстояния между наблюдателем и диском физическая величина последнего увеличивалась. Наблюдатель устанавливал тестовый диск таким образом, чтобы его размер соответствовал размеру каждого из тестовых дисков. (Подобранная наблюдателем величина диска сравнения представлена на ординате.) Результаты эксперимента таковы: высокая константность наблюдалась при экспериментальных условиях 1 и 2, при которых у наблюдателя была возможность пользоваться теми признаками расстояния, которые дают соответственно бинокулярное и монокулярное зрение. При значительном уменьшении объема информации о признаках удаленности наблюдалось и соответствующее ему снижение степени константности, а при полном исключении информации о признаках удаленности константность полностью отсутствовала. В опыте 4 восприятие дисков базировалось исключительно на величине ретинального изображения. Следовательно, степень константности величины зависит от объема зрительной информации. (*Источник*: Holway & Boring, 1941)

сетчатку. Следовательно, когда наблюдатель из-за искусственно созданного тонneля не видел ничего, кроме тестовых дисков, и не имел никакой информации о том, на каком расстоянии от него они находятся, ему казалось, что их величины приблизительно одинаковы. *Полное отсутствие признаков удаленности приводит к почти полному исчезновению констатности восприятия размера,* а это значит, что для константности восприятия размера признаки удаленности и визуальные ориентиры имеют решающее значение.

Экспериментальное подтверждение

Снижение уровня константности восприятия размера

Дембер, Дженкинс и Тэйлор описали простой опыт, который не только позволит вам воспроизвести некоторые аспекты опыта Холуэя и Боринга, но и в определенной мере на собственном опыте прочувствовать, сколь велика роль признаков удаленности в том, что величина окружающих нас объектов воспринимается нами как постоянная (Dember, Jenkins & Teylor, 1984).

Начните с поиска такого помещения, в котором на разном расстоянии от вас смогут разместиться несколько человек. (Классная комната или библиотека будут вполне подходящим местом проведения этого опыта.) Обратите внимание на кажущуюся величину голов сидящих людей. Согласно константности восприятия размера, головы всех находящихся в помещении людей, независимо от того, кто где сидит, будут казаться одинаковыми. Теперь закройте один глаз и поднесите к открытому глазу соединенные кольцом большой и указательный пальцы, выделив тем самым («заключив в скобки») голову одного из тех, кто сидит недалеко от вас (рис. 10.7). Затем выберите в качестве объекта наблюдения голову того, кто находится на значительном удалении от вас, держа сложенные кольцом пальцы на том же расстоянии от глаза, что и в первом случае. Вы увидите, что голова этого человека значительно уменьшилась в размере. Причина изменения воспринимаемой величины головы заключается в том, что, глядя на нее через кольцо, вы тем самым лишили себя некоторых признаков удаленности, т. е. в некотором роде воспроизвели условия 3 опыта Холуэя и Боринга. Следовательно, при уменьшении объема информации о признаках удаленности восприятие определяется величиной образа на сетчатке. В результате степень константности восприятия размера снижается и объекты, которые в нормальных условиях ви́дения воспринимаются как одинаковые (например, головы разных людей), начинают казаться разными.

Закон Эммерта. Теперь читателю уже должно быть ясно, что воспринимаемый размер объекта определяется *и* величиной его изображения на сетчатке, *и* его относительной удаленностью. Между этими двумя факторами существует ярко выраженная связь, нередко проявляющаяся при восприятии пространства. При определенных условиях (если объект является *последовательным образом* — образом, сохраняющимся и после прекращения вызвавшей его стимуляции, см. главу 5, рис. 5.8) его воспринимаемая величина зависит от удаленности поверхности, на которую он проецируется (рис. 10.8).

Воспринимаемый размер последовательного образа прямо пропорционален расстоянию от глаза до поверхности, на которую он проецируется; эта зависимость известна как закон Эммерта (по имени открывшего ее в 1881 г. Э. Эммерта). Закон Эммерта, суть которого заключается в том, что размер последовательного образа тем больше, чем более он удален от наблюдателя, в общем виде может быть записан следующим образом:

$$Ps = k(RIs \times Pd),$$

где Ps — воспринимаемый размер последовательного образа; k — константа; RIs — размер ретинального изображения; Pd — воспринимаемая удаленность последовательного образа.

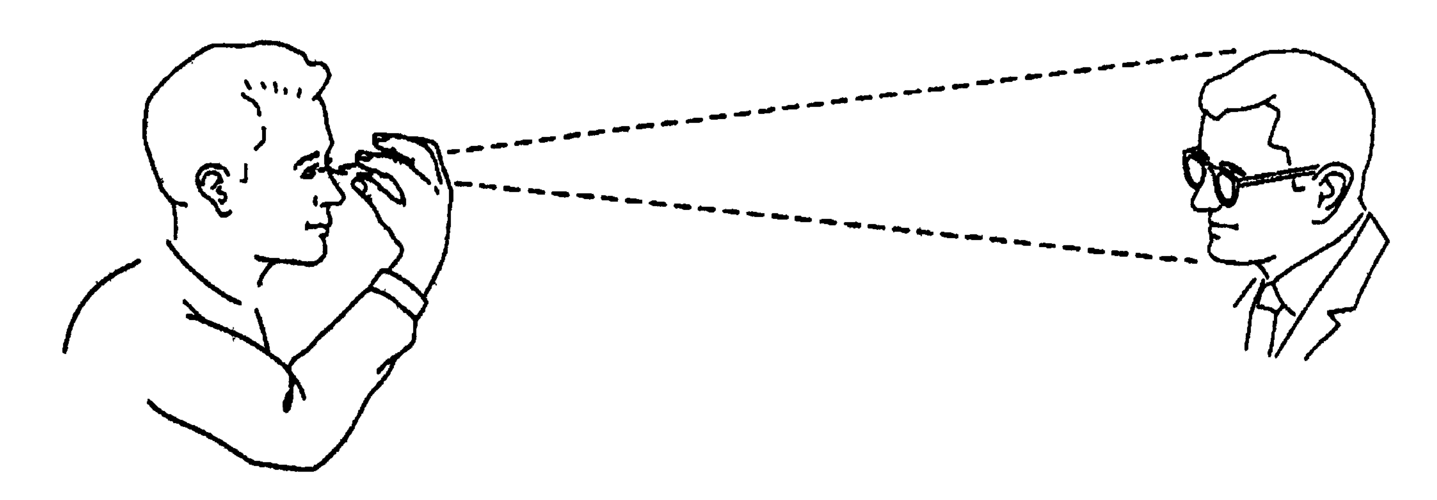


Рис. 10.7. Условия снижения уровня константности восприятия размера

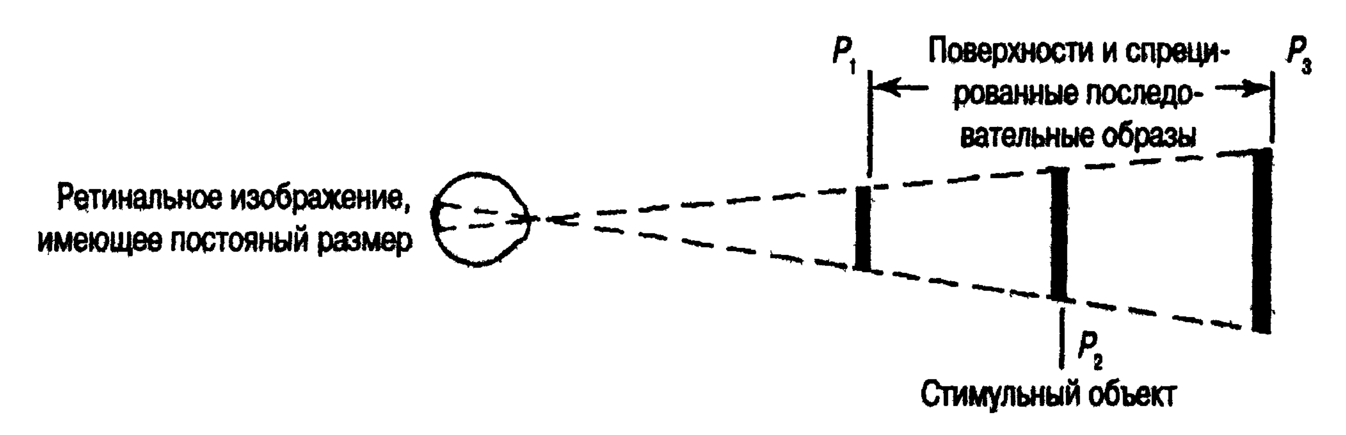


Рис. 10.8. Графическое представление закона Эммерта

Для образования последовательного образа простой стимульный объект фиксируется на 30–40 с на поверхности P_2. Сразу же после этого последовательный образ проецируется на более близко расположенную или более удаленную поверхность – на P_1 или P_3, в результате чего будет казаться, что он зафиксирован на определенной поверхности, и его воспринимаемый размер будет прямо пропорционален расстоянию от глаза наблюдателя до этой поверхности фиксации. Величина изображения на сетчатке постоянна и не зависит от этого расстояния

Так, если размер ретинального изображения (*RIs*) постоянен, как на рис. 10.8, увеличение удаленности поверхности, на которую проецируется последовательный образ (*Pd*), приводит к увеличению воспринимаемого размера последовательного образа (*Ps*).

Экспериментальное подтверждение

Закон Эммерта

Справедливость закона Эммерта доказать нетрудно. Чтобы избыточно простимулировать определенный участок сетчатки и тем самым вызвать его «утомление» (что является непременным условием появления последовательного образа), в течение 30–40 с пристально всматривайтесь в маленький черный предмет на белом фоне или в черную точку на рис. 5.8 (глава 5). Затем возьмите лист белой бумаги и, держа его перед собой на расстоянии, равном примерно 12 футам (6 м), обратите внимание на величину последовательного образа. Потом повторите процедуру с самого начала, держа лист бумаги на расстоянии вытянутой руки. На этот раз последовательный образ будет примерно в два раза больше (поскольку поверхность, на которую он проецируется, – лист бумаги – теперь примерно в два раза дальше от вас). Если и после этого вы еще можете поддерживать последовательный образ (в этом вам может помочь моргание), спроецируйте его на еще более удаленную поверхность, например на дальнюю пустую стену, и вы увидите, что он стал еще больше, но его увеличение прямо пропорционально увеличению расстояния.

Итак, согласно закону Эммерта, чем дальше от наблюдателя поверхность, на которую проецируется последовательный образ, тем больше воспринимаемая величина последнего. Причиной этого является постоянство величины того участка сетчатки, «усталостью» которого вызван последовательный образ. Вспомните, что причиной последовательного образа является «усталость» некоторого определенного участка сетчатки. А это значит, что по мере увеличения удаленности поверхности проецирования величина объекта, чтобы это соответствовало постоянству размера ретинального изображения, должна увеличиваться пропорционально увеличению расстояния. Иными словами, величина участка, покрытого последовательным образом, прямо пропорциональна удаленности поверхности фиксации. Хотя

закон Эммерта и выведен на основании изучения последовательных образов, на самом деле он — частный случай общей зависимости между величиной сетчаточного образа и кажущейся удаленностью, которая имеет самое непосредственное отношение к условиям, благоприятствующим константности восприятия размера, а именно к тому, что при постоянстве размера образа на сетчатке *воспринимаемый размер зависит от воспринимаемой удаленности*.

Пределы константности восприятия размера. Константность восприятия размера не беспредельна. Она менее отчетливо проявляется в тех случаях, когда объект находится на очень большом удалении от наблюдателя, даже если при этом признаки удаленности выражены достаточно четко. Вы можете сами убедиться в этом, если посмотрите вниз, стоя на крыше высокого здания или на краю крутого обрыва. При таких условиях видения люди, деревья, машины и другие объекты кажутся крошечными. Вместо того чтобы компенсировать удаленность и интерпретировать маленькие сетчаточные изображения как изображения объектов нормальной величины, находящихся далеко от вас, т. е. вместо того, чтобы «запустить механизм» константного восприятия размера, вы воспринимаете их изображения так, словно это проекции маленьких объектов. Если наблюдатель смотрит вниз с большой высоты, кажущиеся размеры объектов определяются преимущественно размерами их ретинальных изображений. Возможно, это прежде всего связано с отсутствием опыта наблюдений в экстремальных условиях, особенно в наблюдениях за тем, что находится под нами и над нами. Как бы там ни было, мы оцениваем размеры объектов, находящихся высоко над нами или значительно ниже нас, в глубине, исключительно по их ретинальным изображениям, которые очень малы, т. е. эволюция не наделила нас таким механизмом константного восприятия размера, который срабатывал бы даже в необычных и редких ситуациях.

Константность восприятия формы

Мы уже знаем, что освещенность не влияет на восприятие светлоты объекта и что объекты, расположенные на разных расстояниях от наблюдателя, воспринимаются как одинаковые по величине, хотя их ретинальные изображения не равны между собой. В дополнение к этому и *форма* объекта тоже может восприниматься как неизменная даже при радикальном изменении угла зрения (Verfaillie, 1992). Эта особенность зрительной системы называется константностью восприятия формы. Обычные оконная рама или дверь кажутся более или менее прямоугольными независимо от того, под каким углом на них смотришь. Однако их проекция на сетчатке имеет прямоугольную форму только в том случае, если они находятся прямо перед наблюдателем, который смотрит на них под определенным углом зрения (рис. 10.9).

В том, что касается формы объектов, ни одна позиция — в определенных пределах — не дает наблюдателю никаких преимуществ: она остается практически постоянной, с какой позиции ни рассматривай ее.

Как правило, чтобы оценить константность восприятия формы, наблюдателя просят высказать свое суждение о форме такого объекта, как наклоненная круглая тарелка или поставленный под углом диск. Когда наблюдателей просят нарисовать форму наклоненного обруча или сказать, какому эллипсу из серии эллипсов она более всего соответствует (рис. 10.10), чаще всего наблюдатели выбирают менее

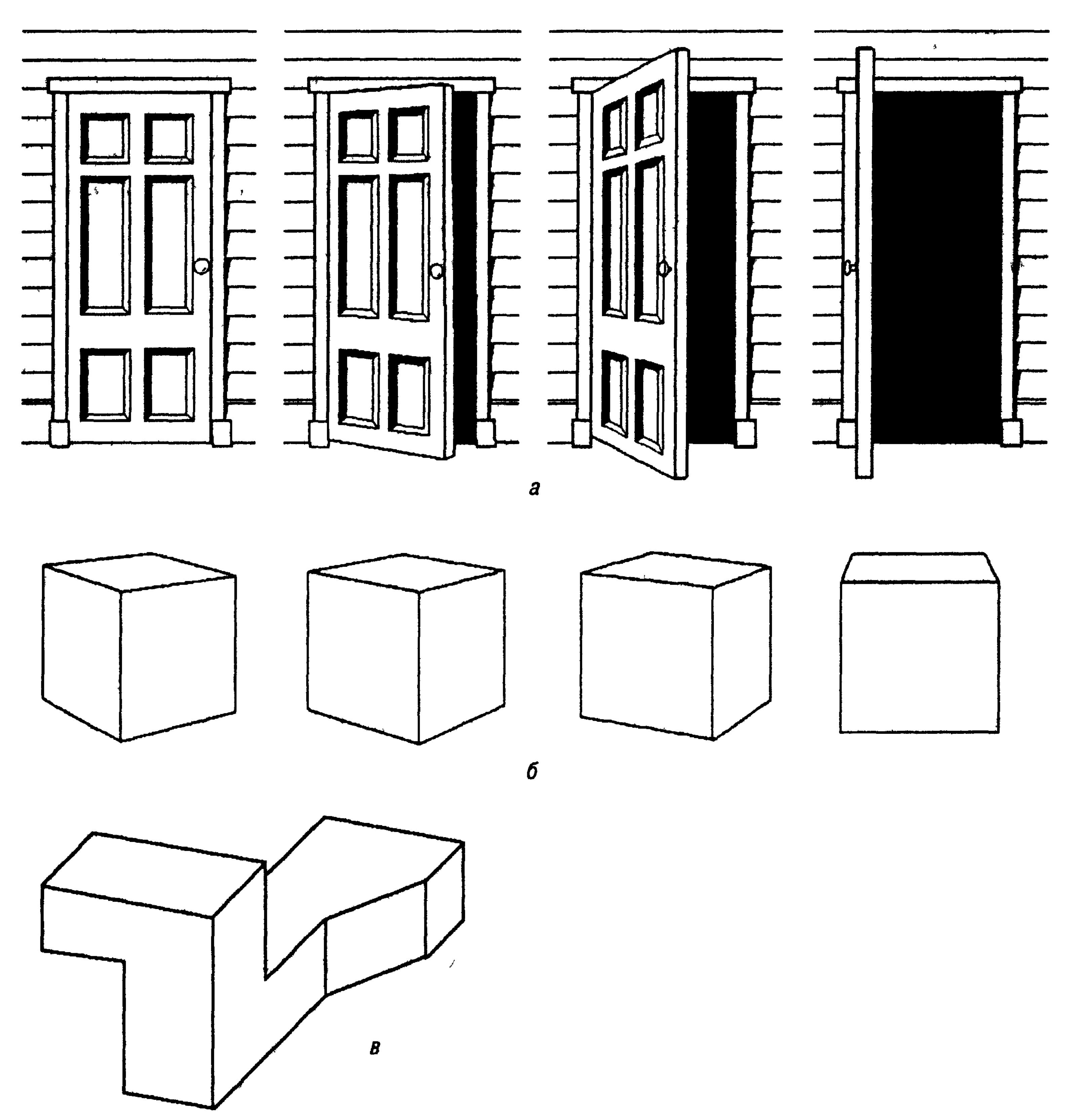


Рис. 10.9. Константность восприятия формы

а – сетчаточные образы открытой двери различны, однако во всех случаях она воспринимается как прямоугольная. *б* – образ квадратной грани куба в зависимости от угла зрения может иметь форму трапеции или параллелограмма. *в* – незнакомый предмет, воспринимаемый как сочетание множества прямых углов и прямоугольников. (Разработано Н. Шиффманом, 1988 г.)

эллипсообразную форму, нежели та, которую имеет ретинальное изображение наклоненного круга (Thouless, 1931).

Константность восприятия формы лежит в основе интегративности восприятия формы объекта. Как и уровень константности восприятия величины, уровень константности восприятия формы зависит от доступности такой информации о положении объекта в пространстве, как информация о том, под каким углом располагается сам объект или поверхность, на которой он лежит (Sedgwick, 1986; Verfaillie & Boutsen, 1995; Boutsen et al., 1998). Общее правило таково: константность восприятия формы зависит от признаков удаленности и взаимного расположения всех

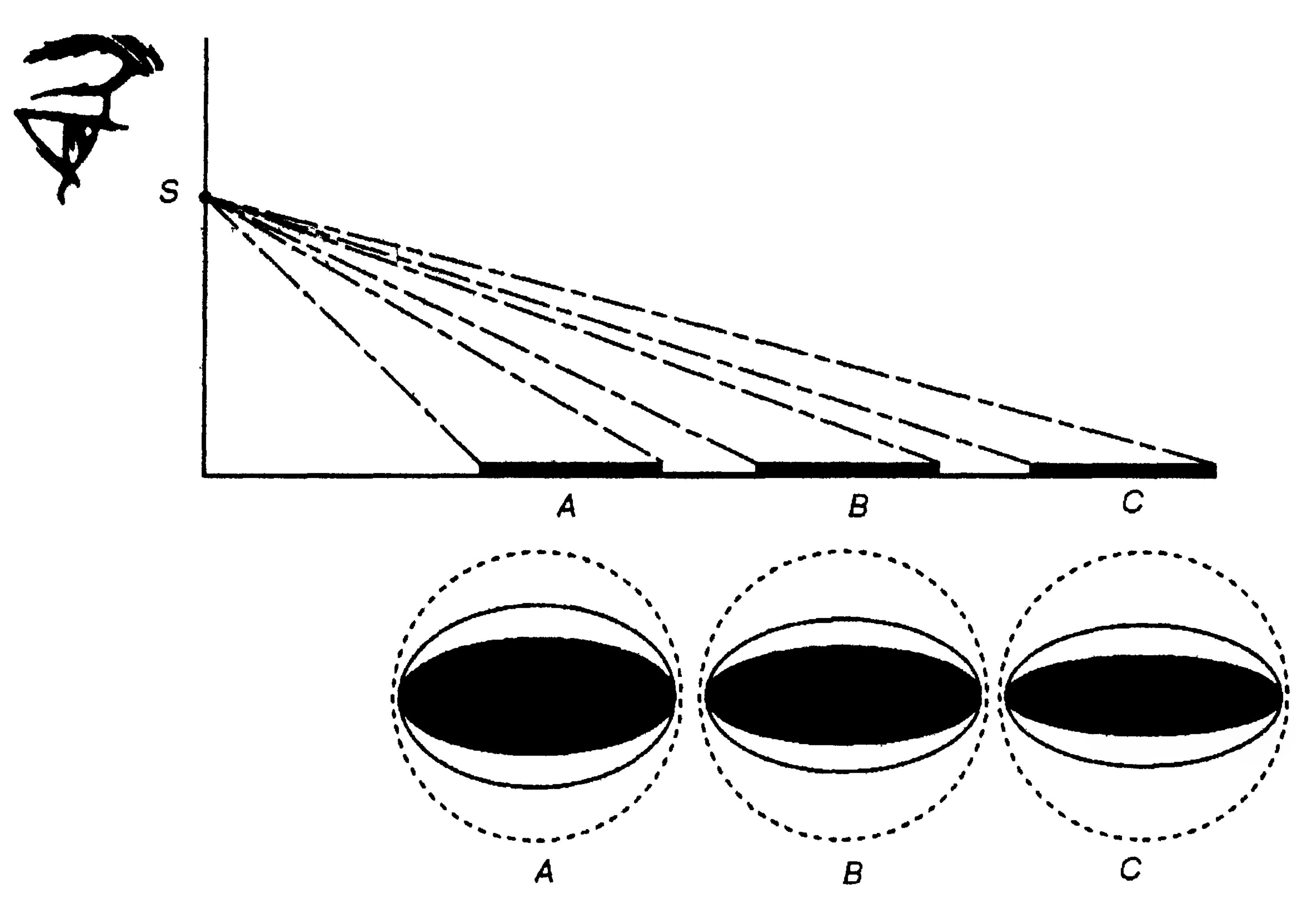


Рис. 10.10. Константность восприятия формы демонстрируется с помощью рисунков наклоненных дисков *А*, *В* и *С*, сетчаточные образы которых представлены черными дисками

Пунктирные линии – физическая форма дисков, а сплошные – зарисовка наблюдателя. Рисунки свидетельствуют о том, что диски воспринимаются более круглыми, чем можно было бы ожидать, исходя из формы их ретинальных изображений (*Источник*: Thouless, 1931)

пространственных признаков объекта. Следовательно, когда информации о пространственном положении объекта относительно наблюдателя мало или когда такая информация отсутствует, константность восприятия формы либо проявляется недостаточно, либо вовсе не проявляется.

Константность восприятия формы и кажущаяся глубина. Когда мы видим некоторые конфигурации, процессы, лежащие в основе константности восприятия формы, могут «запускаться» автоматически (Shepard, 1981). Как следует из рис. 10.9, глядя на двухмерные рисунки, мы склонны интерпретировать их как плоскостные изображения трехмерных объектов. Так, нам кажется, что двери, грани кубов и даже незнакомые объекты образованы линиями, пересекающимися под прямыми углами, хотя их ретинальные изображения имеют форму трапеций, параллелограммов и иных, более экзотических фигур (Halper, 1997). Эти объекты сложно воспринимать как трапеции или параллелограммы, лежащие на одной плоской поверхности.

То, что нам действительно трудно воспринимать некоторые двухмерные изображения как всего лишь плоские линейные формы, никак не связанные ни с какими объемными фигурами, подтверждает восприятие объектов, изображенных на рис. 10.11, *а* и *б*.

На рис. 10.11, *а* представлены два идентичных затененных параллелограмма, один из которых ориентирован вертикально относительно длинной стороны, а второй – горизонтально. Большинство наблюдателей испытывают лишь незначитель-

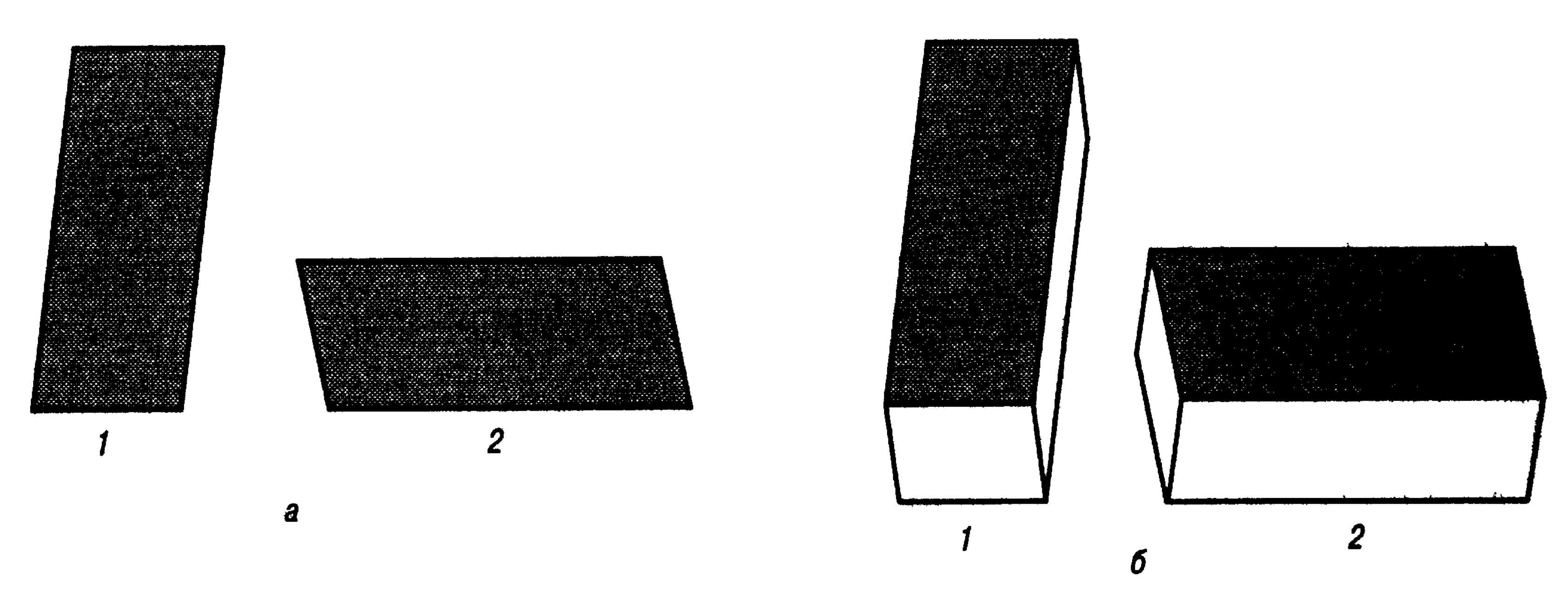


Рис. 10.11. *а* – затененный параллелограмм, вертикально ориентированный относительно длинной стороны *1*, идентичен затененному параллелограмму, ориентированному горизонтально *2*. Большинство наблюдателей без труда воспринимают их как практически идентичные, лишь незначительно отличающиеся друг от друга по размеру фигуры. Однако когда они превращаются в части более сложных фигур, их восприятие коренным образом изменяется. *б* – параллелограммы, представленные на *а* в качестве поверхностей объектов, форма которых воспринимается как прямоугольная. Став элементами объемных форм с признаками глубины, затененные идентичные параллелограммы кажутся совершенно разными как по форме, так и по величине. (*Источник*: Shepard, 1981)

ное влияние кажущейся глубины, вследствие чего и воспринимают эти параллелограммы как практически идентичные по величине. Однако когда они превращаются в верхние поверхности изображенных на плоскости форм с отчетливыми признаками трехмерности и глубины, их восприятие поразительным образом изменяется. Эта тенденция воспринимать трехмерность и глубину на основании пикторальных признаков склоняет наблюдателя к восприятию параллелограмма с длинной вертикальной стороной (*1*) как искаженного – благодаря ракурсу – наклоненного и уходящего вдаль прямоугольника. В связи с этим он кажется более длинным и узким, чем горизонтально ориентированный прямоугольник, образованный физически идентичным ему параллелограммом (*2*).

И последнее. Феномен константности – результат взаимодействия многих факторов. Одним из наиболее очевидных факторов, играющих, судя по всему, некоторую роль во всех видах константности, являются знания наблюдателя об объектах, находящихся в поле его зрения. Как мы уже отмечали, говоря о константности восприятия светлоты, наши знания и предшествующий опыт способны стабилизировать восприятие зрительной информации, несмотря на постоянные изменения и кажущиеся искажения объектов и окружающих нас стимулов. Однако константность «срабатывает» и тогда, когда мы имеем дело с незнакомыми раздражителями. Константность возникает на очень ранних стадиях развития перцептивных способностей человека (Cook & Birch, 1984; Day & McKenzie, 1981) и свойственна ему в гораздо большей степени, чем животным (Ingle, 1985). Иными словами, константность проявляется и в тех ситуациях, в которых знания и предшествующий опыт вряд ли могут играть существенную роль.

Константность восприятия способствует тому, что мы воспринимаем физический мир практически таким, каков он на самом деле, и в этом смысле она – наглядный пример адаптивного механизма, соответствующего биологическим

потребностям человека. Ирония, однако, заключается в том, что при некоторых условиях константность, судя по всему, уменьшает полноту и точность нашего восприятия, которое становится искаженным, или ошибочным, т. е. *иллюзорным*. В следующем подразделе мы расскажем о том, как это происходит.

Зрительные иллюзии

Потенциальная возможность двоякого толкования — это характерная особенность многих визуальных событий, и нередко они способны создать искаженное, иллюзорное, представление о физическом мире. Однако было бы явным упрощением считать подобные ситуации казусами, ошибками восприятия или случайными исключениями из такого общего правила, каким является константность восприятия. Они скорее представляют собой явления, совместимые с перцептивными процессами и механизмами, лежащими в основе восприятия пространства. Следовательно, изучение иллюзий может стать ключом к разгадке более общих закономерностей и принципов восприятия пространства. В последующих разделах этой главы мы рассмотрим некоторые представительные примеры зрительных иллюзий, расскажем о предпринятых попытках их объяснения, и там, где это возможно, постараемся выявить их связь с общими механизмами восприятия пространства.

Трансакционизм и иллюзии Эймса

Мы начнем с дискуссионного подхода к восприятию пространства, представленного рядом соответствующих иллюзий. Их создателем является Адельберт Эймс (младший) (Ames, 1946), и они имеют самое непосредственное отношение к константности восприятия и признакам глубины и удаленности. Эти иллюзии — результат изучения Эймсом **анизейконии** (буквально — «неравных образов») в Дартмутской клинике глазных болезней. Анизейконией называется аномалия зрения, проявляющаяся в том, что изображения объектов на сетчатках обоих глаз не равны между собой по величине, в результате чего между ними наблюдается существенная диспарантность. Имитировать эту аномалию можно с помощью надетой на один глаз специальной линзы (рис. 10.12).

Несмотря на то что оптически два изображения значительно отличаются друг от друга по величине и признаки глубины должны были бы смущать наблюдателя, зрение людей, страдающих анизейконией, нередко относительно нормальное. Они воспринимают полы и стены как прямоугольные поверхности, хотя разница в размере ретинальных изображений достаточно велика и вполне могла бы стать причиной серьезных ошибок. Очевидное противоречие между правильным восприятием и искаженной зрительной стимуляцией привело Эймса и его коллег (Kilpatrick, 1961) к созданию теории, согласно которой в нормальном восприятии пространства определяющую роль играет пространственный *опыт* общения с конкретными объектами и поверхностями. Эта теория, названная трансакционизмом, исходит из того, что основой зрительного восприятия является опыт общения с окружающим миром.

Трансакционизм базируется на объективном геометрическом факте, суть которого заключается в том, что стимуляции глаза практически неограниченным чис-

лом объектов разной формы и по-разному ориентированных в пространстве соответствует практически одно и то же ретинальное изображение (рис. 10.13).

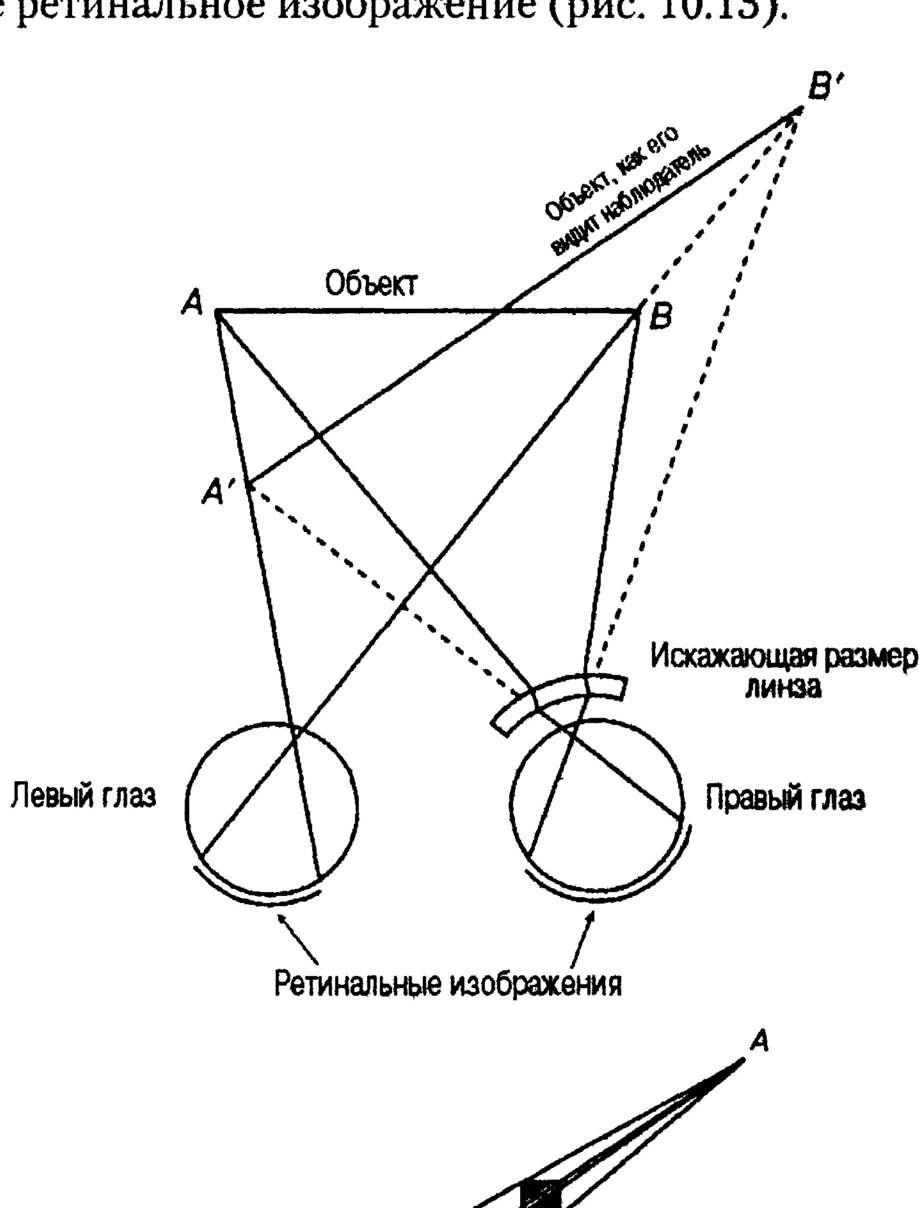


Рис. 10.12. Имитация анизейконии

Оба глаза смотрят на объект *AB*. Однако искажающая величину линза, надетая на правый глаз, отражает изображение, отличающееся по величине от того, которое отражается левым глазом. Как следует из пунктирных линий проекции, изображение объекта *A'B'* на сетчатке правого глаза значительно больше по размеру проекции того же объекта на сетчатке левого глаза, что создает неверные и сбивающие с толку признаки глубины. (*Источник*: Woodworth & Schlosberg, 1954)

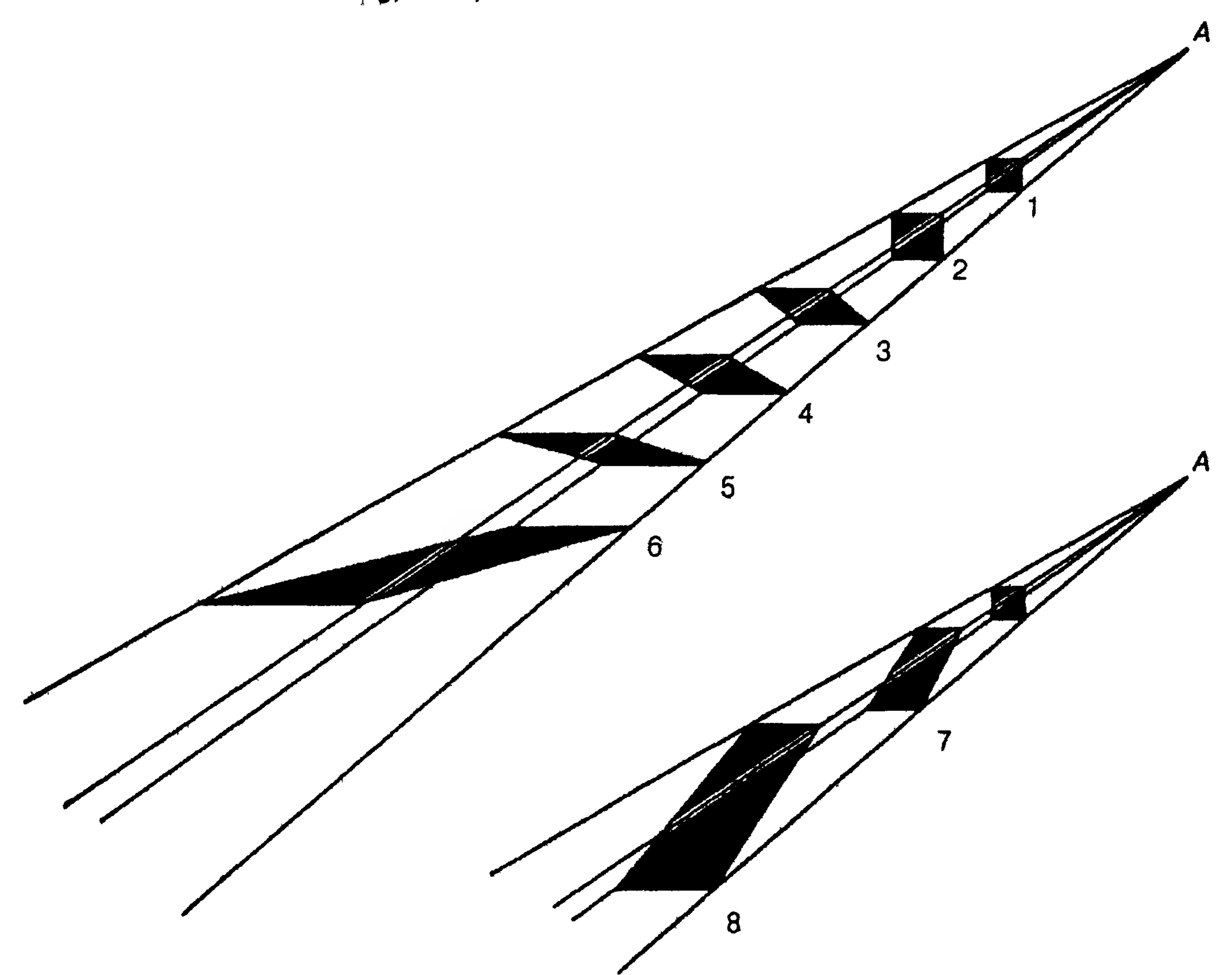


Рис. 10.13. Проекции на сетчатке *A* неограниченного числа поверхностей, по-разному ориентированных относительно линии взгляда, и поверхности 1 совершенно одинаковы, вследствие чего при отсутствии сопутствующих признаков пространства все они могут восприниматься как квадрат. (*Источник:* S. H. Bartley. *Handbook of Experimental Psychology.* S. S. Stevens (ed.), New York, John Wiley, 1951, p. 924)

Однако в действительности мы воспринимаем лишь ограниченное количество объектов. По мнению создателей трасакционизма, эта ограниченность является результатом опыта, приобретенного индивидуумом в ходе его активного взаимодействия, или *трансакций,* с окружающей средой. Поэтому и круг перцептивных альтернатив, ассоциирующихся с каждым ретинальным изображением, достаточно узок и в него входит лишь только то, что соответствует опыту, приобретенному в ходе контактов с миром реальных объектов. Иными словами, согласно трансакционистам, мы *полагаем*, что организация физического мира соответствует нашему предшествующему опыту взаимодействия с ним и совпадает с этим опытом, а потому воспринимаем мир именно таким.

Иллюзии Эймса

Иллюзии Эймса прекрасно иллюстрируют роль предшествующего опыта в восприятии. Знакомство с ними — обычно в условиях, когда возможности наблюдателя искусственно ограничены (т. е. без бинокулярных признаков и признаков движения), — делает еще более понятными представления трансакционистов о пространственных связях, постигаемых в ходе контактов с окружающим миром. Иллюзии производят наиболее сильное впечатление тогда, когда наблюдатель, чтобы сохранить одни представления о пространственных связях, вынужден отказаться от других. Хотя известно огромное количество иллюзий Эймса, мы ограничимся рассмотрением двух наиболее известных иллюзий.

Трапециевидное окно. Только тот, кто видел вращающуюся трапецию, способен в полной мере оценить зрелищность возникающих при этом перцептивных эффектов. Приспособление для демонстрации этой иллюзии состоит из поверхности трапециевидной формы, на обеих сторонах которой оконные проемы и тени нарисованы таким образом, что наблюдателю кажется, будто перед ним — повернутое под небольшим углом окно прямоугольной формы (рис. 10.14).

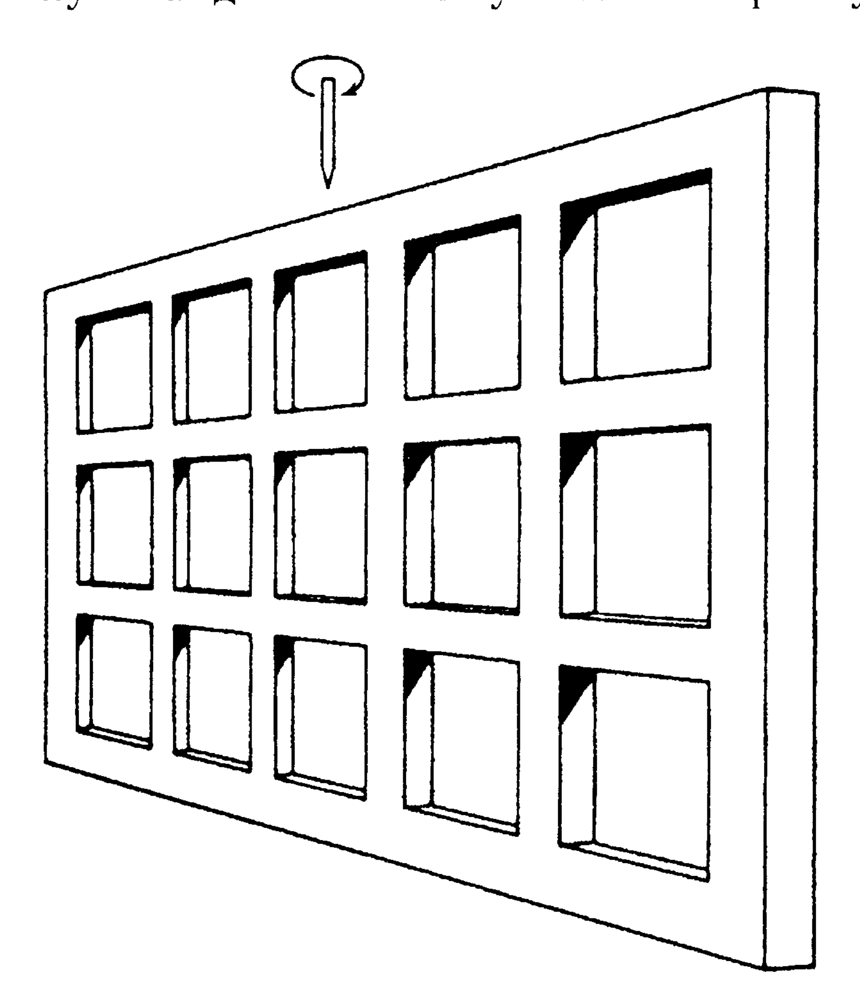


Рис. 10.14. Трапециевидное окно Эймса

Вид вращающейся трапеции спереди (перпендикулярно линии взгляда). Вращающаяся трапеция должна восприниматься как окно прямоугольной формы, повернутое влево

На самом же деле **окно имеет форму трапеции**. Мы настолько привыкли к прямоугольным окнам, что и это окно, если смотреть на него прямо, тоже кажется прямоугольным, но повернутым под некоторым углом (если не хватает признаков глубины и удаленности, которые говорили бы о том, что на самом деле оно вовсе не наклонено и не повернуто). Трапециевидное окно монтируется на вертикальной штанге и приводится во вращение небольшим мотором (скорость вращения — от 3 до 6 об./мин). Если смотреть на вращающееся окно одним глазом с расстояния, равного примерно 10 футам (3 м), или двумя глазами с расстояния 6 м или больше, то кажется, будто, повернувшись на 180°, окно мгновенно останавливается и изменяет направление вращения, т. е. оно покачивается вдоль оси штанги. Иными словами, оно воспринимается не как вращающаяся трапеция, а как *качающийся* прямоугольник, изменяющий направление своего вращения через каждые 180°.

Если рассматривать эту ситуацию с точки зрения доступности стимульной информации, то можно сказать, что возможны две взаимоисключающие перцептивные альтернативы: раскачивающийся прямоугольник *или* вращающаяся трапеция. Однако благодаря представлениям наблюдателя, созданным его предшествующим опытом, это окно, стимулирующее зрительную систему таким образом, что его форму можно трактовать двояко, как правило, воспринимается как обычное слегка повернутое прямоугольное окно. А если это так, то наблюдателю должно казаться, что фигура покачивается вдоль оси штанги, на которой она закреплена, поскольку непрерывный поток сетчаточных образов может создавать только качающаяся прямоугольная поверхность.

Восприятие истинного движения поверхности — вращения — несовместимо с допущением, что она представляет собой прямоугольное окно: при нормальном вращении прямоугольной поверхности более длинной будет казаться только сетчаточная проекция той стороны или края, которые менее удалены от наблюдателя. (Причиной этого является обратная зависимость между величиной ретинального образа и удаленностью; см. рис. 10.3.) Однако при вращении трапециевидного окна один из его краев *всегда* остается длиннее, чем другой. А коль скоро он кажется наблюдателю длиннее, то наблюдатель решает, что он ближе. Следовательно, во время вращения наблюдателю постоянно, но ошибочно кажется, что более длинный край расположен ближе к нему, чем более короткий, и это происходит даже тогда, когда на самом деле ситуация обратная. Подобное динамическое изображение на сетчатке может создать только качающаяся прямоугольная поверхность, в результате чего наблюдателю и кажется, что проекция той стороны, которая воспринимается им как более длинная и менее удаленная, качается.

Чтобы оценить влияние предшествующего опыта наблюдателя и сложившихся у него представлений о мире на восприятие им иллюзии трапециевидного окна, Олпорт и Петтигрю (Allport & Pettigrew, 1957) изучили реакцию на нее представителей разных культур. Трапециевидное окно было продемонстрировано испытуемым, представлявшим разные культуры и имевшим вследствие этого разный опыт общения с прямоугольными поверхностями. Среди испытуемых были такие люди, которые не имели практически никакого представления ни об окнах, ни о поверхностях, образованных прямыми линиями и прямыми углами, и типичные городские жители. Когда, при условиях, максимально благоприятствующих вос-

приятию иллюзии, им демонстрировали вращающееся окно, все испытуемые, несмотря на присущие им культурные различия, восприняли именно иллюзию (т. е. качание, а не вращение, что было на самом деле). Однако при пограничных условиях, т. е. при условиях, уже не столь благоприятных для восприятия иллюзии (например, при невозможности пользоваться бинокулярным зрением), те испытуемые, чей опыт общения с прямоугольными поверхностями был невелик, оказались менее подверженными ей.

Перекошенная комната. На рис. 10.15, *а* изображена особым образом сконструированная комната.

Комнату обычно рассматривают через маленькое смотровое отверстие, допускающее только монокулярное зрение, при котором утрачиваются многие признаки глубины и удаленности. При таких условиях большинство наблюдателей видят двух человек, необычно отличающихся друг от друга по росту и стоящих возле задней стенки ничем не примечательной комнаты. Это иллюзорное восприятие называется иллюзией перекошенной комнаты, поскольку в действительности женщина выше ребенка, а не наоборот, как кажется наблюдателю, а вот комната отнюдь не ординарна. На самом деле «маленькая» женщина находится дальше от наблюдателя, чем «высокий» ребенок. То, что наблюдателю так не кажется, по мнению трансакционистов, является следствием сильного влияния представлений об окружающем мире, сформировавшихся в результате его предшествующего опыта.

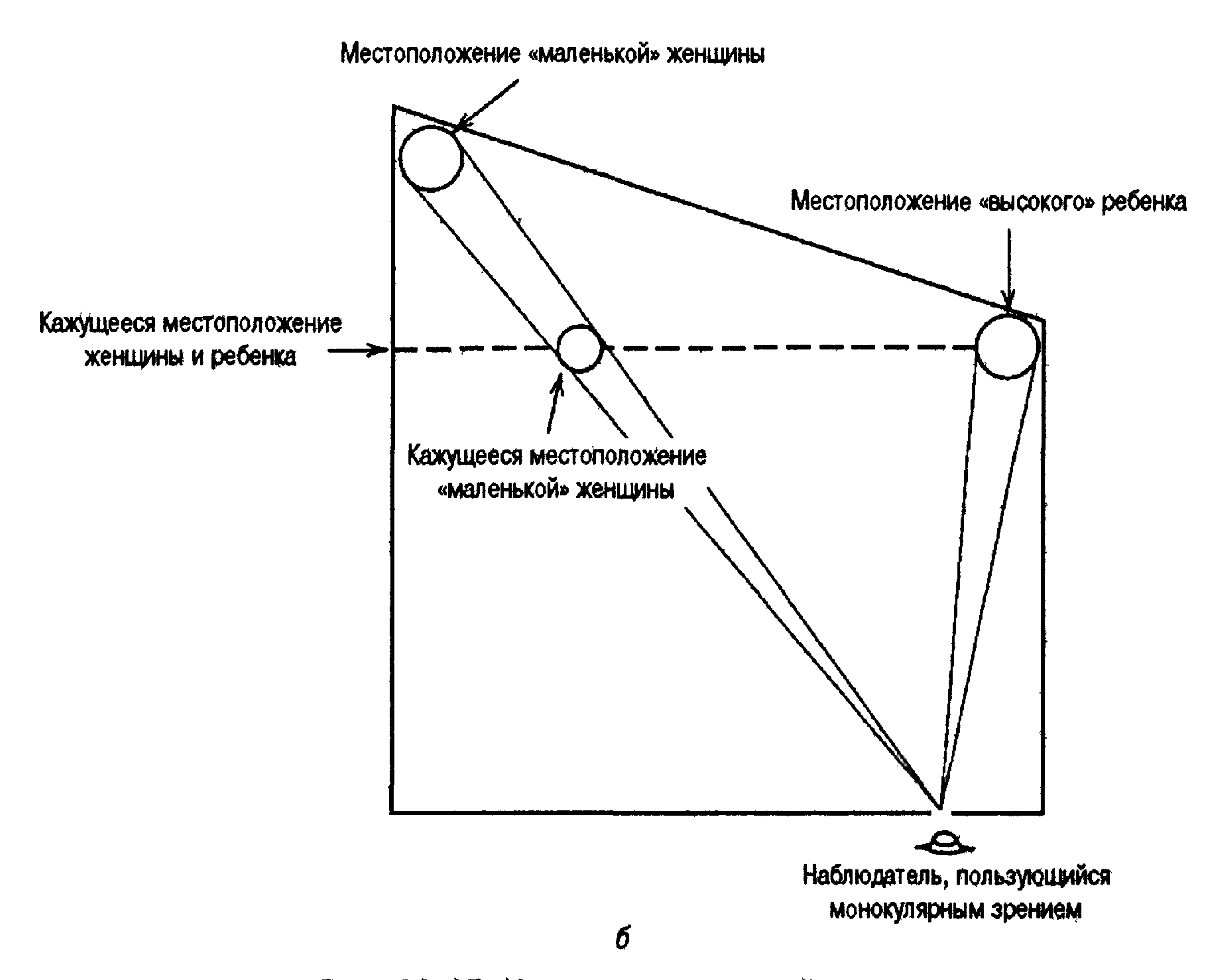
Сторонники трансакционизма утверждают, что благодаря большому опыту «взаимодействия» с комнатами, имевшими форму прямоугольного параллелепипеда, наблюдатель исходит из того, что фоном для двух человек является именно такая комната. Однако в действительности пол, потолок, некоторые стены и дальние окна комнаты — поверхности, имеющие форму трапеции. Как показано на рис. 10.15, *б*, комната специально построена так, чтобы вызвать у наблюдателя искаженное восприятие величины. Так, левый угол комнаты примерно в два раза дальше от наблюдателя, чем правый. Наиболее удаленные детали комнаты соответственно увеличены в размере таким образом, чтобы в перспективе близкие и удаленные детали казались наблюдателю расположенными на равном расстоянии от него.

Как и вращающееся окно, перекошенная комната предлагает наблюдателю два альтернативных варианта восприятия: два человека с нормальной разницей в росте на фоне трапеции, находящиеся на разном удалении от наблюдателя, или два человека, ненормально отличающихся друг от друга по росту, на фоне прямоугольной поверхности. Типичное восприятие — прямоугольная комната, в которой находятся два человека, ненормально отличающиеся друг от друга по росту. Иными словами, как правило, представление о том, что обычно комнаты — это прямоугольные параллелепипеды, оказывается перцептивно сильнее реальных физических условий, ибо комнаты в большинстве случаев именно таковы, а находящиеся в них объекты действительно отличаются друг от друга по величине.

Трапециевидное окно и перекошенная комната — это всего лишь два из серии необычных наглядных примеров, продемонстрированных Эймсом и его коллегами в поддержку трансакционизма. Однако все они направлены на доказательство справедливости одного вывода: при определенных условиях восприятие пространства определяется предшествующим опытом наблюдателя.



а



б

Рис. 10.15. Иллюзия перекошенной комнаты

Фигура женщины в левом углу (*а*) при сравнении с фигурой ребенка в правом углу кажется искаженной. На самом же деле женщина значительно выше ребенка. Иллюзия создается особенностями конструкции комнаты, о чем свидетельствует план ее пола (*б*). Эти особенности таковы, что наблюдателю кажется, будто женщина и ребенок находятся на равном расстоянии от него. В действительности расстояние от наблюдателя, пользующегося монокулярным зрением, до женщины в два раза больше расстояния, отделяющего его от ребенка

Константность восприятия и иллюзии глубины и удаленности

Трактовка восприятия иллюзий Эймса, базирующаяся на трансакционистском подходе к проблеме восприятия, иллюстрирует роль научения и предшествующего опыта в восприятии пространства. Однако восприятие иллюзий Эймса показывает и то, как этот опыт влияет на восприятие, манипулируя ложными признаками глубины и удаленности, искажающими впечатления наблюдателя от форм объектов и поверхностей и их местоположения. В этом разделе мы продолжим рассмотрение роли константности восприятия и таких пространственных факторов, как признаки глубины и удаленности, обратив основное внимание на четыре наиболее показательные иллюзии: иллюзию Луны, иллюзию Мюллера-Лайера, иллюзию Понцо и иллюзию Поггендорфа. Хотя в деталях они весьма существенно отличаются друг от друга, эти иллюзии объединяет предпринятая разными исследователями попытка хотя бы частично объяснить их на основании восприятия и обработки информации, получаемой за счет признаков удаленности, и использования константности восприятия размера.

Иллюзия Луны

Иллюзия Луны проявляется в том, что когда она находится близ горизонта, нам кажется, что она примерно в полтора раза больше, чем когда она находится в зените, хотя ее ретинальные изображения в обоих случаях равны между собой. В действительности Луна, так же как и Солнце, занимает значительно меньшую часть видимого неба, чем кажется большинству из нас. Угловой размер проекции Луны на сетчатку почти точно равен 0,5° (Tolansky, 1964). Близкий к этой величине угловой размер имеет и объект, равный приблизительно 6 мм и удаленный от глаза на 76 см. Но если держать этот объект на правильном расстоянии, его величины достаточно для того, чтобы полностью закрыть проекцию Луны. Иллюзия Луны всегда вызывала огромный интерес, и ее пытались объяснить многие ученые (подробней см. Hershenson, 1989). Ниже приводится описание наиболее известных трактовок.

Гипотеза, основанная на конвергенции глаз

Боринг (Boring, 1943; Holway & Boring, 1940; Taylor & Boring, 1942), а сравнительно недавно и Судзуки (Suzuki,1991,1998) предложили объяснение иллюзии Луны, основанное на том, что ее кажущаяся величина зависит от степени конвергенции глаз наблюдателя. Иными словами, в соответствии с **гипотезой, основанной на конвергенции глаз**, иллюзия Луны есть результат усиления импульсов к конвергенции глаз, возникающих у наблюдателя, когда он поднимает взгляд кверху, а глаза сами по себе стремятся дивергировать. (Когда наблюдатель смотрит на Луну в зените, происходит именно это.) Однако поскольку конвергенция глаз есть признак близости объекта, наблюдателю кажется, что объект меньше по размеру. Один из экспериментов Холуэя и Боринга (Holway & Boring, 1940) заключался в том, что они просили испытуемых сравнить воспринимаемую ими величину Луны с од-

ним из световых дисков, спроецированных на расположенный рядом с ними экран. Наблюдая за Луной, находящейся близ горизонта, т. е. на уровне глаз, испытуемые выбрали диск, значительно превосходивший по величине тот, который они выбрали, когда наблюдали за Луной, находящейся в зените, подняв глаза под углом 30°. Когда же наблюдатели лежали на плоском столе и из такого положения наблюдали за Луной в зените, не поднимая и не опуская глаз, или когда они лежали на столе, свесив с него голову и подняв глаза вверх, чтобы видеть Луну на горизонте, результаты были противоположными: Луна близ горизонта казалась испытуемым меньше по величине, чем Луна в зените. Аналогичные впечатления можно получить, если смотреть на Луну согнувшись пополам и просунув голову между ногами.

Боринг объясняет иллюзию Луны конвергенцией и дивергенцией глаз, происходящих тогда, когда наблюдатель поднимает или опускает голову. Одних только движений шеи, головы или тела недостаточно для того, чтобы наблюдать эту иллюзию. Однако нет убедительного психологического процесса, с помощью которого можно было бы объяснить наблюдавшееся Борингом изменение зрительного пространства при вертикальных движениях глаз. Сам Боринг писал:

> Удовлетворительного объяснения этого явления... не дает ни одна теория. Все происходящее связано со спецификой механизма зрения... Остается только предположить, что усилия, направленные на подъем или опускание глаз, уменьшают воспринимаемую величину Луны... Поскольку нам не известно, почему напряжение окуломоторных мышц должно влиять на зрительно воспринимаемый размер... следует признать, что пока мы не можем сделать окончательного вывода о причине возникновения иллюзии Луны (Boring, 1943, p. 59–60).

Гипотеза кажущейся удаленности

Попытка объяснить иллюзию Луны с помощью перцептивных факторов предпринималась еще Птолемеем (ок. 90 – ок. 160), греческим астрономом и геометром. Он предположил, что любой объект, отделенный от наблюдателя наполненным пространством, в том числе и Луна, видимая на горизонте в окружении различных объектов, кажется более удаленным, чем объект, физически удаленный точно так же, но отделенный пустым пространством, как, например, Луна в зените. Изображения Луны на сетчатке в обоих случаях одинаковы, но когда Луна на находится на горизонте, она кажется наблюдателю *более удаленной*. То, что она одновременно кажется ему и больше по величине, является непосредственным следствием линейной зависимости между кажущимся размером и кажущейся удаленностью, о которой мы рассказали, обсуждая факторы, благоприятствующие константности восприятия удаленности: воспринимаемая величина прямо пропорциональна воспринимаемой удаленности. Эту взаимозависимость иллюстрирует рис. 10.16.

Следовательно, если два объекта, сетчаточные изображения которых равны по величине, кажутся наблюдателю расположенными на разных расстояниях от него, тот из них, который кажется более удаленным, всегда будет казаться и бóльшим по величине. Эта зависимость называется **гипотезой кажущейся удаленности (или гипотезой инвариантности размера и удаленности)**. Если воспользоваться этой гипотезой для объяснения иллюзии Луны, можно сказать, что Луна близ горизонта кажется нам более удаленной, чем Луна в зените, а потому и большей по вели-

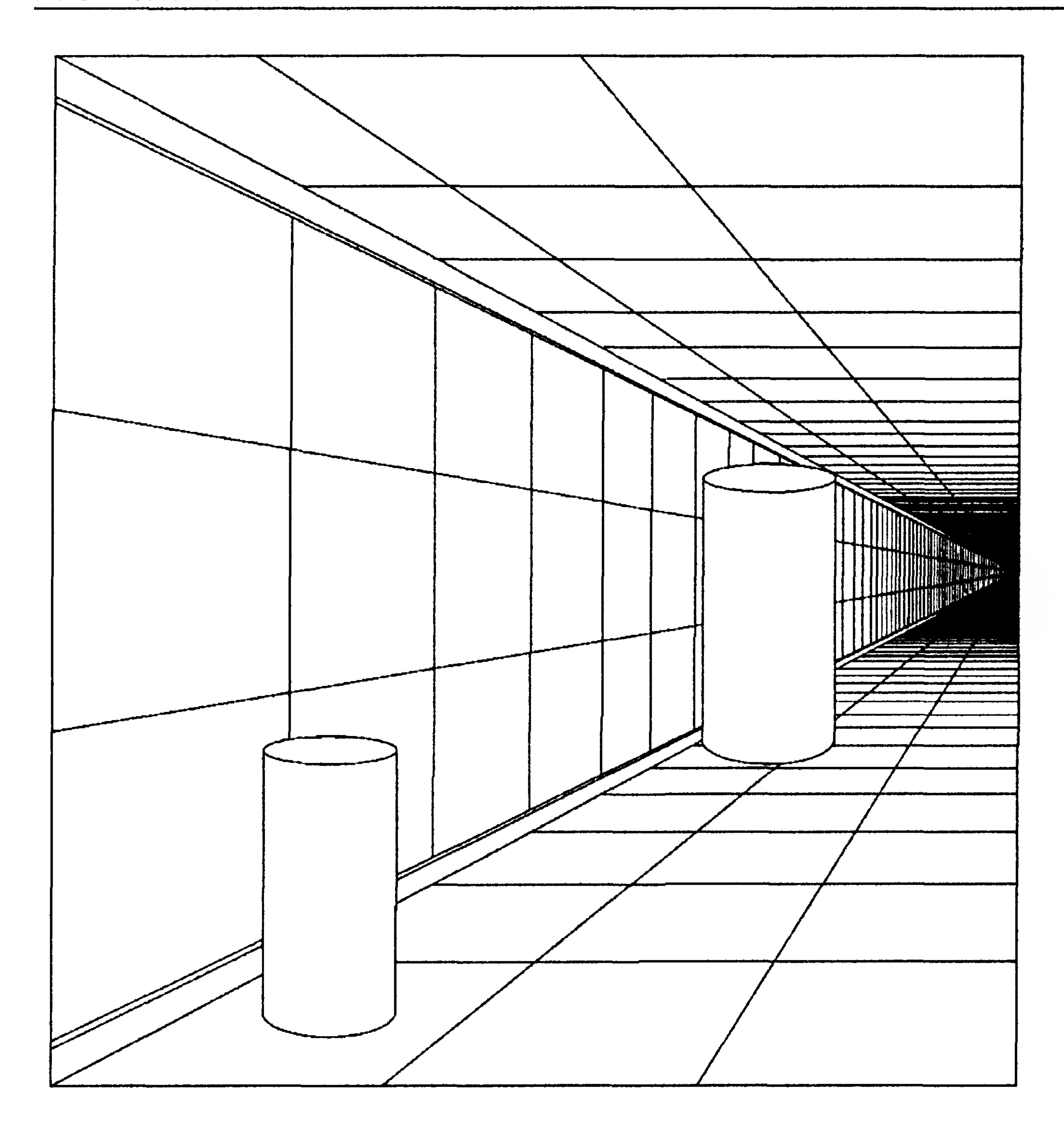


Рис. 10.16. Влияние кажущейся удаленности на кажущийся размер

Благодаря признакам перспективы правый цилиндр кажется более удаленным, чем левый. Поскольку признак удаленности «запускает механизм» константности восприятия величины, наблюдателю кажется, что правый цилиндр больше левого, хотя они и идентичны. (Этот рисунок – вариант иллюзии коридора, созданной Гибсоном в 1950 г.)

чине. Должно быть, вы уже поняли, что перед нами — особый случай *константности восприятия размера*, а именно благодаря тому, что признаки удаленности приводят в действие механизм константности восприятия размера, Луна близ горизонта кажется нам большей по величине, чем Луна в зените.

Гипотезу кажущейся удаленности активно изучали Кауфман и Рок (Kaufman & Pock, 1962f, 1962b; Pock & Kaufman, 1962). Они подвергли сомнению объяснение иллюзии Луны, основанное на представлении о решающей роли конвергенции и дивергенции глаз вообще, и метод определения величины Луны в частности. Кроме того, они утверждали, что поскольку Луна находится очень далеко от наблюдателя, она воспринимается им как большой объект, но как такой объект, величина которого неопределима. Просить наблюдателей оценить величину стимула, величина которого неопределима, сравнивая последний с расположенными рядом с ним дисками, имеющими совершенно конкретные размеры, значит просить их сравни-

вать заведомо несравнимые вещи. Вместо этого Кауфман и Рок просили наблюдателей сравнить по величине две искусственные луны, видимые на фоне неба, и подобрать равные по величине пары. Разумеется, такое сравнение по самой своей сути аналогично сравнению, выполняемому в исходной иллюзии, хотя в последней две настоящие Луны разделены и во времени, и в пространстве. На фоне неба Кауфман и Рок с помощью прожектора предъявляли наблюдателям световой круг, величину которого можно было изменять (искусственную луну). Используя пару прожекторов, наблюдатель получал возможность сравнить стандартный круг, спроецированный в определенную точку неба, например близ горизонта, с кругом, величину которого можно было изменять и который проецировался, допустим, в точку, соответствующую зениту. Величина изменяемого круга, которую «выбирал» наблюдатель и которая, по его мнению, соответствовала величине стандартного круга, принималась за меру величины иллюзии.

Результаты этих экспериментов показали, что независимо от степени поднятия взора Луна близ горизонта воспринималась как значительно бóльшая по величине, чем Луна в зените. Проведя серию опытов, исследователи пришли к выводу, что Луна близ горизонта кажется значительно более удаленной, чем Луна в зените, и что это впечатление создается местностью, воспринимаемой наблюдателем, как уходящее вдаль пространство.

Как уже отмечалось выше, при обсуждении роли константности восприятия величины, если два объекта имеют равные по величине сетчаточные образы, но находятся на разном удалении от наблюдателя, бóльшим по величине будет казаться тот из них, расстояние до которого кажется наблюдателю больше. А это значит, что из представлений Кауфмана и Рока о кажущейся удаленности следует, что Луна, которая кажется наблюдателю более удаленной, воспринимается им и как бóльшая по величине. Иными словами, благодаря константности восприятия размера воспринимаемая величина объекта является функцией его удаленности от наблюдателя. Следовательно, если ретинальные изображения равны, кажущаяся величина тем больше, чем больше кажущаяся удаленность.

Критика гипотезы кажущейся удаленности: парадокс удаленности. Несмотря на всю свою привлекательность, гипотеза кажущейся удаленности не может объяснить все нюансы иллюзии Луны. Так, Судзуки (Suzuki, 1991) сравнил суждения о световых стимулах, проецируемых на линию горизонта, со стимулами, проецируемыми в самую высокую точку свода, расположенного под куполом погруженного в полную темноту планетария. Несмотря на то что при этих условиях наблюдателю не были доступны практические никакие признаки удаленности, иллюзия Луны проявлялась достаточно надежно. Более принципиальное значение для теории кажущейся удаленности имеет то, что весьма часто нам кажется, что Луна близ горизонта не только больше Луны в зените, но что она и *менее удалена от нас*! Это явление называется **парадоксом удаленности**, или явлением *дальше — больше — ближе*. Парадокс удаленности создает серьезную проблему для гипотезы кажущейся удаленности, основанной на том, что Луна близ горизонта кажется наблюдателю большей по величине, потому что благодаря признакам удаленности, ассоциирующимся с местностью, кажется более удаленной от него, чем Луна в зените.

Кауфман и Рок (Kaufman & Rock, 1989; см. также Coren & Aks, 1990) объясняют парадокс удаленности Луны близ горизонта эффектом *серийности*, или *последовательности*, являющимся результатом обработки информации о величине и удаленности в ситуациях, при которых необходимо делать заключения об удаленности и величине соответственно. Иными словами, заключения о величине Луны и ее удаленности от наблюдателя *не делаются* одновременно или на основании одного и того же набора зрительных признаков. В соответствии с гипотезой, объясняющей иллюзию Луны кажущейся удаленностью и константностью восприятия размера, наблюдателю потому кажется, что Луна близ горизонта больше по величине, чем Луна в зените, что она кажется ему более удаленной. Это результат непосредственного, непреднамеренного, *практически автоматического умозаключения* относительно связи между кажущейся удаленностью и кажущейся величиной, характерного для такого явления, как константность восприятия размера. Что же касается суждения об *удаленности* Луны, находящейся близ горизонта, то оно является результатом обдуманного, *сознательного решения*, основанного на ее кажущейся величине. Коль скоро наблюдателю кажется, что Луна близ горизонта больше по величине, чем Луна в зените, следовательно, она должна быть и ближе.

Корен и Акс (Koren & Aks, 1990) следующим образом объясняют парадокс удаленности, т. е. то, что наблюдатель воспринимает Луну близ горизонта как бóльшую по величине и расположенную ближе к нему, чем Луна в зените:

> Если принять, что мы имеем дело с последовательностью событий, начинающейся с «запуска» механизма константности восприятия величины доступным наблюдателю признаком глубины и заканчивающейся искажением восприятия величины Луны, окажется, что, конечно же, нет никакого парадокса, и результат вполне ожидаем В этом случае наблюдателю кажется, что Луна близ горизонта больше по величине, и это впечатление является источником информации для оценки кажущейся удаленности. Она кажется ему ближе, потому что больше. Два суждения вынесены на основании разных исходных данных... Таким образом, в иллюзии Луны одно иллюзорное восприятие (иллюзия размера) становится источником вторичной иллюзии (разницы в кажущейся удаленности) (p. 377).

Альтернативные объяснения иллюзии Луны

Несмотря на то что объяснение иллюзии Луны на основании гипотезы о кажущейся удаленности имеет наибольшее число сторонников, известно немало и других объяснений, преимущественно когнитивной природы (см., например, Hershenson, 1989). Известно объяснение, согласно которому наблюдателю не требуется обработки информации о кажущейся удаленности (Restle, 1970). Основное положение *гипотезы относительного размера*, предложенной Рестлом, заключается в том, что воспринимаемая величина объекта зависит не только от величины его ретинального изображения, но и от величины объектов, находящихся в непосредственной близости от него. Чем меньше эти объекты, тем больше его кажущийся размер. Следовательно, если решение о величине Луны принимается наблюдателем на основании ее сравнения с ближайшими к ней объектами, ему кажется, что Луна близ горизонта больше, потому что она воспринимается им на фоне определенного пейзажа и при небольшом угле наклона (угол наклона к горизонту равен 1°). Когда Луна в зените, она воспринимается на фоне зрительно свободного простран-

ства (угол наклона к горизонту равен 90°) и потому кажется меньше. В данном случае иллюзия Луны трактуется как пример относительности воспринимаемого размера. Один и тот же объект в зависимости от контекста может восприниматься поразному. Не исключено, что относительный размер может играть некоторую роль, возможно подчиненную, и в одной из версий гипотезы кажущейся удаленности (см. также Baird, 1982).

Известно немало других объяснений иллюзии Луны, и у нас просто нет возможности изложить их все (см., например, Hershenson, 1989; McCready, 1986). Однако (мы не имеем в виду «экзотические» гипотезы) если в восприятии Луны присутствует систематическая ошибка, это не должно никого удивлять. В конце концов, высказывая суждения о величине Луны, мы на самом деле пытаемся оценить величину небесного тела, которое находится на расстоянии 250 000 миль (402 250 км) от нас и имеет диаметр, равный 2000 милям (3218 км)!

Иллюзия Мюллера-Лайера

Иллюзия, представленная на рис. 10.17, известна по имени своего создателя Франца Мюллера-Лайера (1889) как **иллюзия Мюллера-Лайера** и представляет собой наиболее известную и хорошо изученную геометрическую иллюзию.

Иллюзия Мюллера-Лайера и теория константности восприятия перспективы

Хотя существует немало теорий, объясняющих происхождение этой иллюзии, мы начнем с изложения **теории константности восприятия перспективы** (*perspective-constancy theory*), суть которой заключается в том, что некоторые отличительные признаки стимула, такие, например, как «наконечники» линейных сегментов в иллюзии Мюллера-Лайера, являются индикаторами кажущейся удаленности. **Теория константности восприятия перспективы**, создателями которой являются Гре-

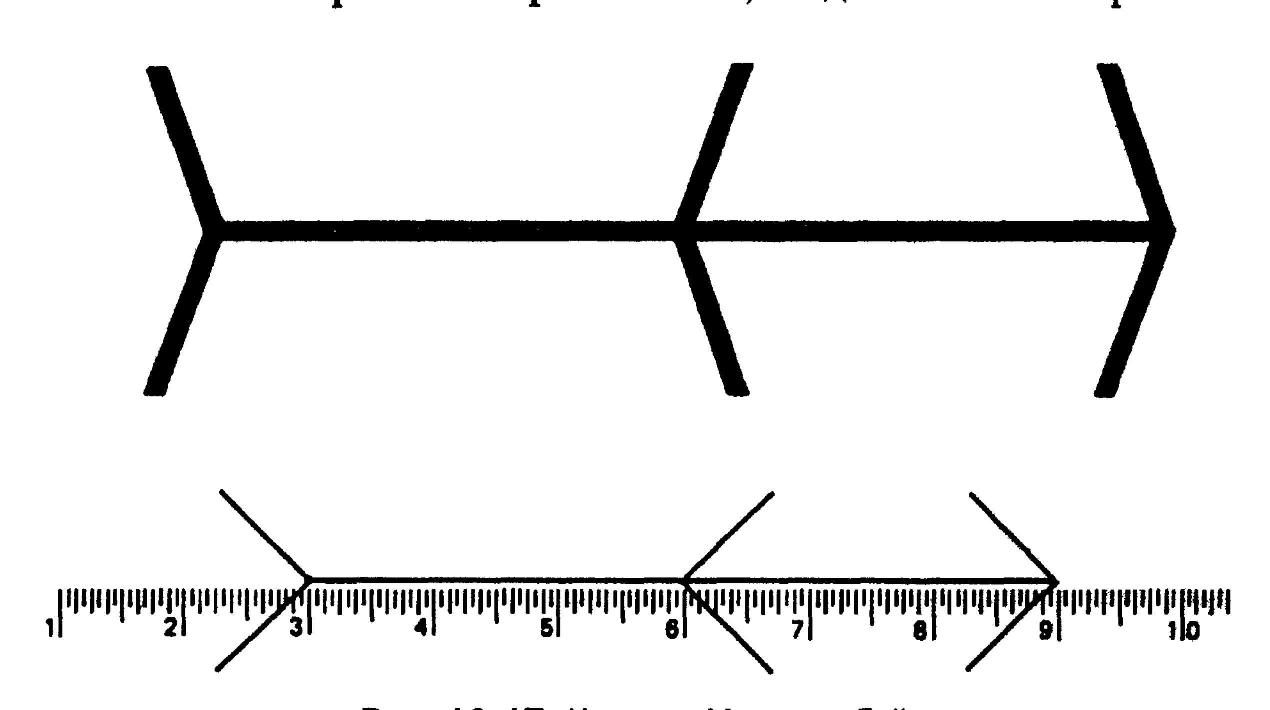


Рис. 10.17. Иллюзия Мюллера-Лайера

Как на верхней, так и на нижней фигуре левые сегменты кажутся длиннее правых, хотя физически они совершенно одинаковы. Нижняя фигура подтверждает то, что даже присутствие измерительного прибора – линейки – не избавляет от этого впечатления

гори (Gregory, 1963, 1966, 1968) и Дэй (Day, 1972), предназначена для объяснения многих случаев иллюзорного восприятия величины. Применительно к иллюзии Мюллера-Лайера Грегори и Дэй исходят из того, что даже такие неявные отличительные признаки перспективы, как «наконечники», способны создать ложные признаки удаленности. В результате механизм константности восприятия размера «используется не по назначению», а именно для компенсации кажущейся величины линейных сегментов, результатом чего и является стойкая ошибка в восприятии длины этих сегментов.

Пример, иллюстрирующий роль перспективы в возникновении перцептивных иллюзий, представлен на рис. 10.18.

Рисунки углов и краев в перспективе представлены вместе с рисунками образующих их фигур Мюллера-Лайера. Согласно объяснению, основанному на константности восприятия перспективы, фигуры Мюллера-Лайера, так же как и другие рисунки, представляют собой двухмерные проекции трехмерных форм, имеющие признаки глубины, следовательно, кажущаяся глубина «запускает» механизм константности восприятия величины. В результате этого наблюдателю кажется, что те фрагменты рисунка, которые более удалены, больше по размеру. Иными словами, константность восприятия размера компенсирует кажущуюся глубину или уда-

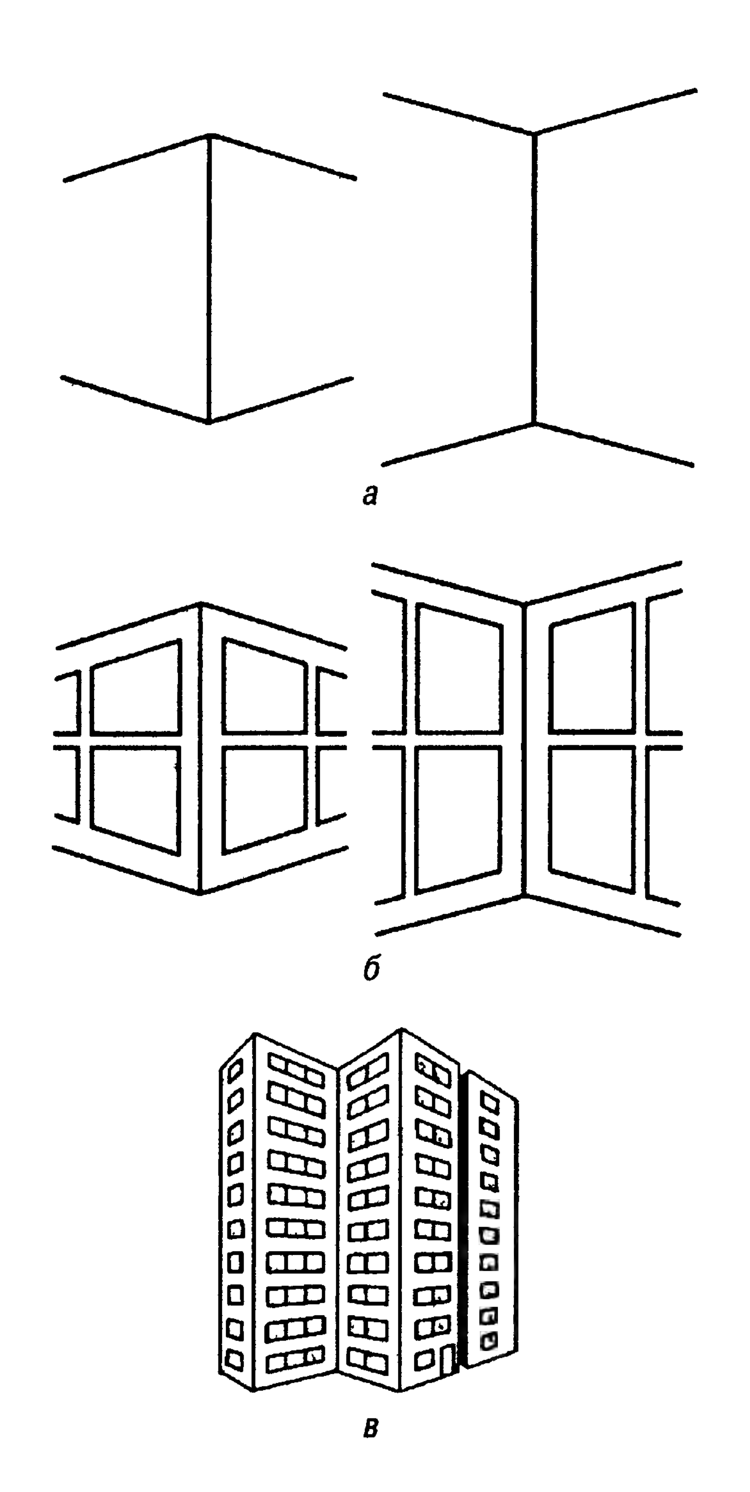


Рис. 10.18. Иллюзия Мюллера-Лайера (*а*) и рисунки, в контурах которых присутствуют соответствующие ей элементы и которые сделаны с использованием перспективы (*б*)

Левый рисунок на *б* – внешний угол здания, ближайший к наблюдателю Правый рисунок – внутренний угол, наиболее удаленный от наблюдателя. Благодаря перспективе вертикальная проекция на сетчатке наиболее удаленного угла увеличивается, компенсируя тем самым его бóльшую удаленность от наблюдателя. Каким образом это представление о константности восприятия перспективы объясняет иллюзию Мюллера-Лайера, может быть лучше понято из рисунка *в*, на котором изображен фрагмент здания в перспективе Поскольку, глядя на этот фрагмент, мы воспринимаем все его вертикальные элементы как равные, судя по всему, имеет место компенсация кажущейся удаленности: кажущаяся длина наиболее удаленного внутреннего угла увеличивается, а ближайшего внутреннего угла – уменьшается

ленность, т. е. имеет место компенсаторная коррекция, обычно проявляющаяся в реальном мире при нормальных условиях видения, когда при увеличении расстояния образ на сетчатке уменьшается, однако в данном случае эта компенсаторная коррекция бесполезна (не нужна).

Критика теории константности восприятия перспективы. Хотя теория константности восприятия перспективы предлагает заслуживающее внимания объяснение иллюзии Мюллера-Лайера, она не избежала критики (Post et al., 1998). На рис. 10.19 представлено несколько вариантов этой иллюзии.

Несмотря на то, что все эти варианты являются ярко выраженными зрительными иллюзиями и на то, что степень их воздействия на наблюдателей (*illusory effect*) очень велика, некоторые из них вступают в противоречие с сущностью объяснения иллюзии Мюллера-Лайера, основанного на константности восприятия перспективы, а именно с тем положением этой теории, согласно которому благодаря признакам линейной перспективы наблюдателю кажется, что одни линейные сегменты или фрагменты фигуры более удалены от него, чем другие. Подобный упрек справедлив, ибо, судя по всему, примеры *в* и *г* рис. 10.19 не подпадают под это правило: указанные варианты иллюзии Мюллера-Лайера вызывают значительное искажение восприятия, однако ни в *в*, ни в *г* нет ни признаков перспективы, ни каких-либо иных источников информации о глубине или удаленности.

Еще одним источником критики теории константности восприятия перспективы является то, что как слепые, так и зрячие люди с завязанными глазами, т. е. индивидуумы, заведомо лишенные возможности пользоваться признаками кажущейся глубины, которые содержатся в двухмерных изображениях объемных фигур, и воспринимающие последние только на ощупь, тоже подвержены влиянию иллюзий Мюллера-Лайера (Lucca et al., 1986; Patterson & Deffenbacher, 1972; Suzuki & Arashida, 1992). Более того, отчетливое воздействие на зрителей наблюдается и при зрительном восприятии объемной версии иллюзий (DeLucia & Hochberg, 1991; см. также Nijhawan, 1991). Стимулы такого типа не дают никакой информации об удаленности и, следовательно, не могут ошибочно привести в действие механизм константности восприятия размера. Это позволяет предположить, что причины восприятия иллюзии Мюллера-Лайера не ограничены лишь теми причинами, благодаря которым возникают связанные с перспективой признаки расстояния, «запускающие» ложный механизм константности восприятия размера на основании двухмерного изображения.

И последнее. Общий характер теории константности восприятия перспективы и возможность ее широкого использования сомнительны также и потому, что представители низших видов животных тоже испытывают воздействие иллюзии Мюллера-Лайера. Известно, что ей подвержены голуби (Mallott & Mallott, 1970), кольчатые горлицы (Warden & Baar, 1929), рыбы (цитируется по Gregory, 1966) и мухи (Geiger & Poggio, 1975). Понятно, что вопрос о том, способны ли эти животные интерпретировать наконечники, иначе называемые также «крыльями», как перспективные признаки глубины или удаленности, остается открытым.

Все вышеизложенное вовсе не означает, что кажущиеся пространственные признаки и константности не могут быть названы причинными факторами. Более вероятно другое, а именно то, что ни один фактор сам по себе не обусловливает

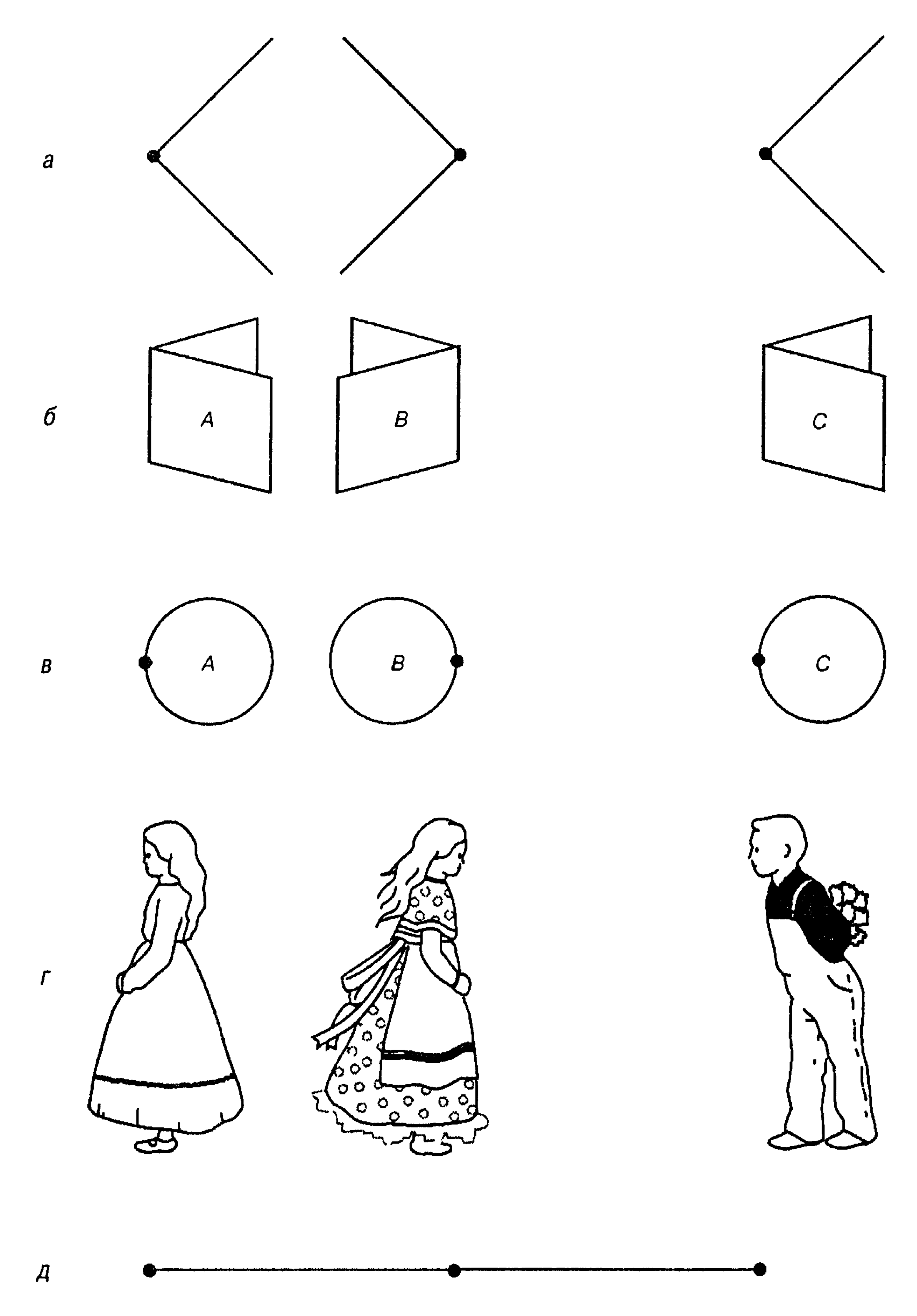


Рис. 10.19. Варианты иллюзии Мюллера-Лайера

а – расстояние между точками на «наконечниках» линейных сегментов, «смотрящих» друг на друга (левая часть рисунка), не кажется равным расстоянию между точками наконечников, «смотрящих» в разные стороны (правая часть рисунка) На рисунке *б* представлена трехмерная версия изображения *а* Кажется, что расстояние *АВ* между углами, образованными двумя сложенными листами бумаги, «смотрящими» друг на друга (левая часть рисунка), меньше, чем расстояние *ВС* между углами, образованными двумя сложенными листами бумаги, «смотрящими» в разные стороны (правая часть рисунка) *в* – расстояние между точками *А* и *В* на наружных участках окружностей (левая часть рисунка) не кажется равным расстоянию *ВС* (правая часть рисунка) *г* – наблюдателю кажется, что расстояние между глазами девочек (левая часть рисунка) меньше, чем расстояние между глазом девочки в центре рисунка и глазом мальчика *д* – в действительности расстояния, представленные на *а*, *б*, *в* и *г*, физически равны, что подтверждается представленными на *д* равными отрезками прямой (*Источники* DeLucia & Hochberg, 1991, E. Gorey, 1979)

восприятия «стрел» Мюллера-Лайера как зрительной иллюзии. Есть все основания полагать, что эта иллюзия является результатом совместного действия нескольких механизмов искажения длины и что на ее восприятие в той или иной мере влияют различные факторы. Так, известно, что степень воздействия иллюзии Мюллера-Лайера на наблюдателей зависит от таких разных факторов, как особенности стимулов, например их цвет (Pollack & Jaeger, 1991), и от того, на каком элементе изображения сосредоточено внимание наблюдателя (Pressey & Pressey, 1992). Завершая обсуждение этого вопроса, следует упомянуть также и свидетельства в пользу того, что восприятие стандартной иллюзии Мюллера-Лайера может быть результатом двух разных процессов, из которых один связан с обработкой информации о повернутых внутрь наконечниках (его результатом является недооценка расстояния между ними), а другой — с обработкой информации о «наконечниках», направленных в противоположную сторону (его результатом является переоценка расстояния между ними) (Greist-Bousquet & Schiffman, 1981a, 1981b).

Иллюзия Понцо

Пример иллюзии Понцо, созданной ее автором Марио Понцо в 1913 г., представлен на рис. 10.20.

Вопреки тому, что горизонтальные линии физически равны между собой, та линия, которая ближе к точке пересечения двух лучей, между которыми они расположены, кажется длиннее.

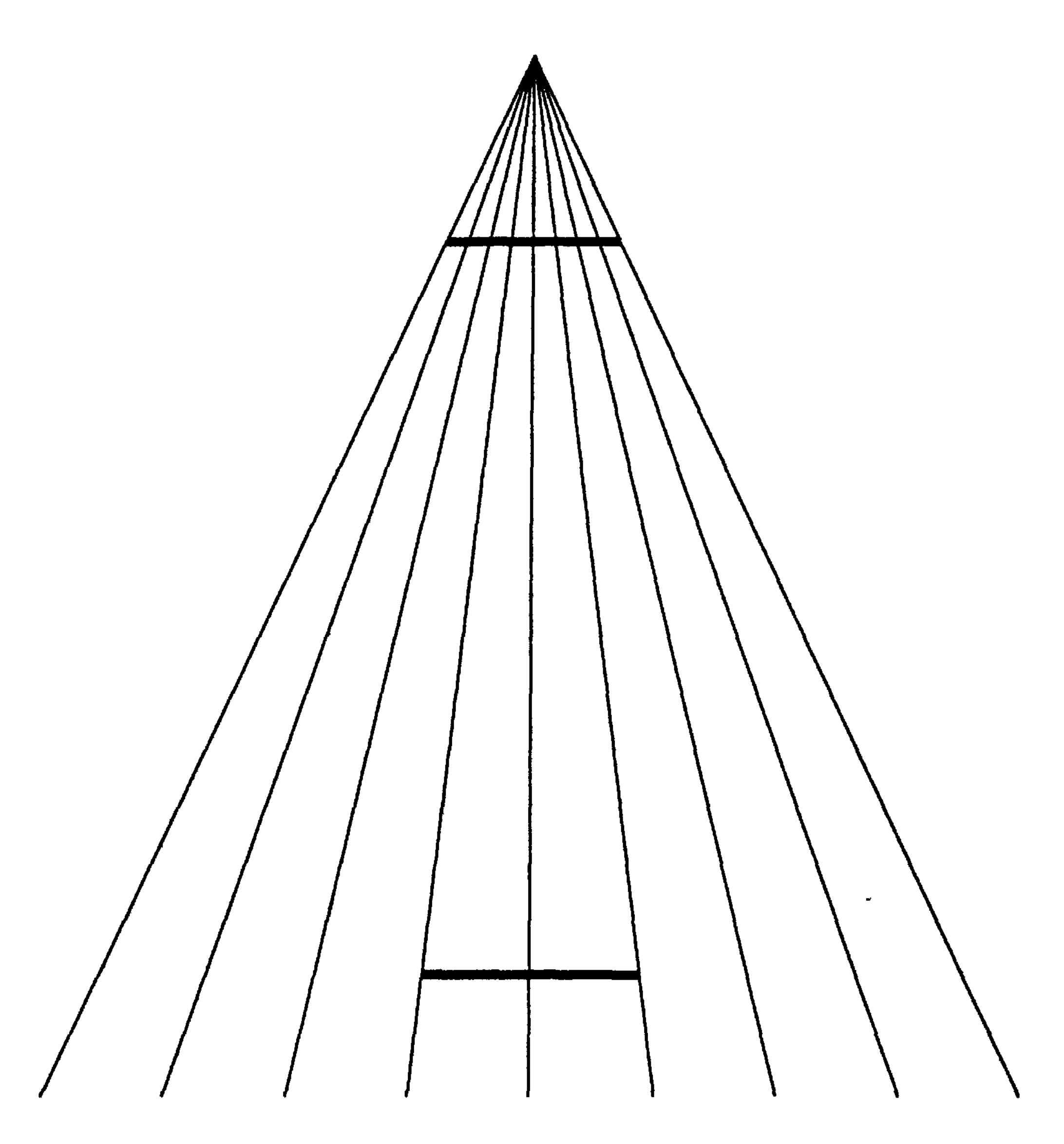


Рис. 10.20. Один из вариантов иллюзии Понцо (1913). Горизонтальные сегменты равны между собой

Иллюзия Понцо и перспектива

Иллюзия Понцо настолько тесно связана с объяснением, основанным на перспективе (или на теории константности восприятия перспективы), что его рисунок нередко называют *перспективной фигурой*. Очевидно, что впечатление перспективы создается схождением лучей, обычно ассоциирующимся с удаленностью, т. е. наблюдателю кажется, что два косых луча уходят вдаль или сходятся в какой-то точке на линии горизонта. Следовательно, признак перспективы создает искаженное представление о глубине или удаленности, отчего наблюдателю кажется, что верхняя линии расположена дальше, чем нижняя. Это впечатление провоцирует коррекцию константности, в результате чего верхняя прямая воспринимается как более длинная

В 1969 г. Лейбовиц и его коллеги (Leibowitz et al., 1969) изучали влияние перспективы на степень воздействия иллюзии Понцо, сравнивая суждения индивидуумов, привыкших благодаря условиям, в которых они жили, к восприятию перспективы (студентов Пенсильванского колледжа), с суждениями их товарищей, уроженцев острова Гуам, относительно равнинной территории, которые имели лишь небольшой опыт взаимодействия с признаками удаленности Оказалось, что иллюзия производила значительно более сильное впечатление на пенсильванцев, чем на островитян, и авторы предположили, что степень воздействия иллюзии на наблюдателей зависит от предшествующего опыта последних, связанного с топографическими особенностями региона проживания, обычно включающими в себя признаки перспективы. Результаты другого исследования, связанного с первым (Leibowitz & Pick, 1972), свидетельствуют о том, что аналогичное влияние на «степень обманчивости» (степень воздействия на наблюдателя) иллюзии Понцо оказывает и опыт восприятия глубины, приобретенный в результате общения с такими средствами передачи объемного изображения на плоскости, как фотография, кинематограф и телевидение.

Иллюзия Понцо и эффект рамки

Хотя объяснение иллюзии Понцо, основанное на перспективных признаках константности восприятия размера и удаленности, и представляется вполне разумным, не исключено, что оно недостаточно полное. Например, когда вместо горизонтальных линий между сходящимися лучами оказываются вертикальные линии, последние воспринимаются как одинаковые по величине и иллюзия пропадает (Gillam, 1980; Schiffman & Thompson, 1978). К тому же есть доказательства того, что в восприятии иллюзии Понцо участвуют не только подразумеваемая удаленность и константность, но и некоторые другие обстоятельства. Альтернативный подход к объяснению иллюзии Понцо основан на разнице в степени «замкнутости» двух горизонтальных линий, т. е. *на эффекте рамки* — на том, что эти линии находятся на разном расстоянии от точки схода лучей (Fisher, 1973; Jordan & Randall, 1987). Эффект рамки представляет собой версию *гипотезы относительного размера,* предложенной для объяснения иллюзии Луны.

Согласно этому подходу, степень искажения если и не полностью определяется разницей в удаленности двух горизонтальных линий от окружающих их сходящихся лучей, то отчасти может зависеть и от нее. Иными словами, чем меньше рас-

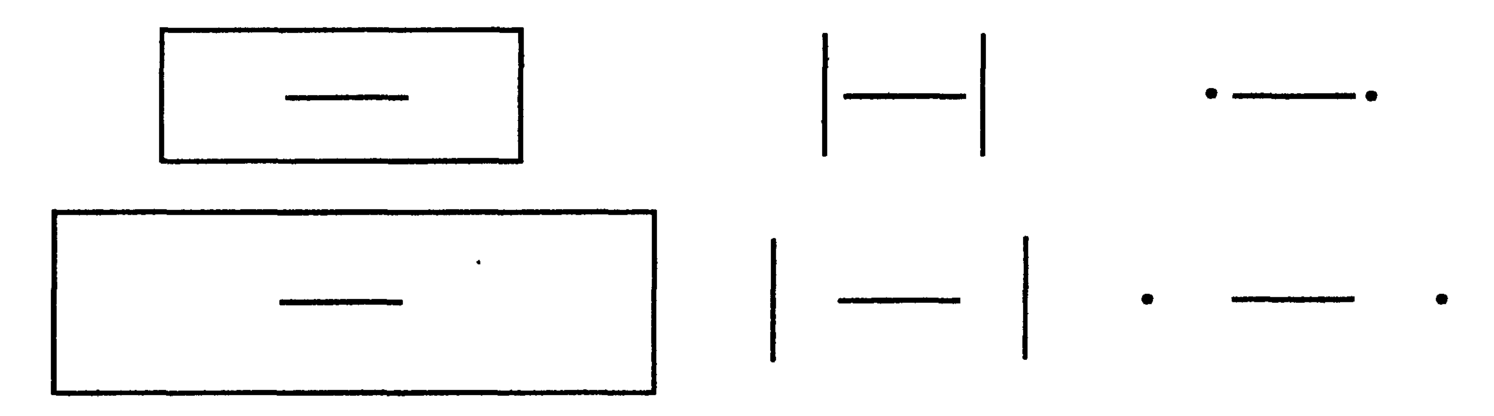


Рис. 10.21. Варианты иллюзии Понзо, включающие эффект рамки

Горизонтальные фрагменты всех пар рисунков физически равны, но кажутся неравными, и степень этого искажения определяется величиной эффекта рамки. Несмотря на то что элементы, обрамляющие горизонтальные линии, не создают никаких очевидных отличительных признаков перспективы, небольшой, но не вызывающий сомнений иллюзорный эффект все же возникает

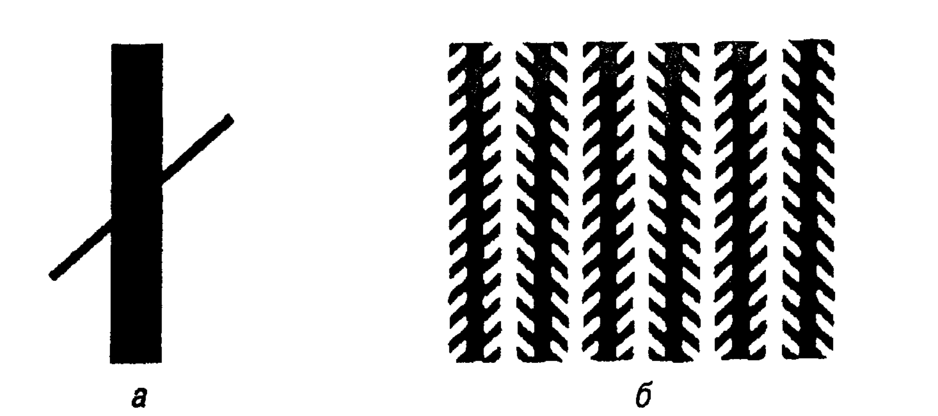
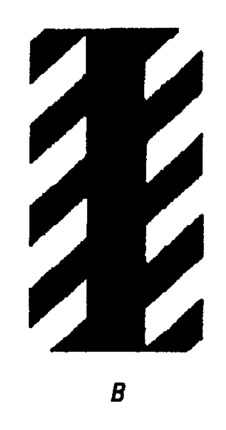
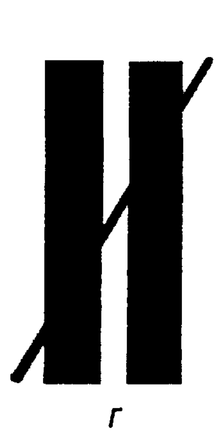
стояние, отделяющее линейный сегмент от ограничивающих его линий (рамки), тем длиннее он кажется. Линейный фрагмент рис. 10.20, который воспринимается наблюдателем как более длинный, лежит ближе к точке схождения косых лучей, чем линейный фрагмент, который кажется короче. На рис. 10.21 представлены примеры, иллюстрирующие **эффект рамки** применительно к линейным сегментам, лишенным очевидных признаков перспективы.

Следовательно, эффект, основанный на сходстве двух стимулов, обрамляющих две горизонтальные линии, независимо от каких-либо кажущихся признаков удаленности может благоприятствовать восприятию иллюзии Понцо.

Заслуживают внимания результаты опытов с голубями, позволяющие предположить, что при восприятии иллюзии Понцо эти птицы реагируют на эффект рамки (Fujita, Blough & Blough, 1991, 1993). Авторы этого исследования использовали вариант рисунка Понцо, и голуби получали вознаграждение, когда реагировали на линейные сегменты, расположенные ближе к окружающим их «рамкам» (т. е. ближе к точке схождения косых лучей), чем когда они реагировали на сегменты, более удаленные от «рамок». Голуби одинаково реагировали на линейный сегмент, расположенный ближе к точке схождения косых лучей, независимо от того, где находилась сама эта точка — внизу или вверху (над линейными сегментами или под ними). Что же касается людей, то они, как правило, испытывают больший иллюзорный эффект в тех случаях, когда точка пересечения косых лучей находится вверху, над линейными сегментами. Более того, увеличение числа признаков перспективы никак не повлияло на восприятие иллюзии Понцо голубями (т. е. не увеличило «степень ее иллюзорности»), хотя на людей оно оказывает заметное влияние. Однако вопрос о том, основано ли восприятие иллюзии Понцо голубями и людьми на аналогичных перцептивных процессах, остается открытым.

Иллюзия Поггендорфа

Иллюзия Поггендорфа, представленная на рис. 10. 22, *а*, на самом деле представляет собой вариант другого иллюзорного рисунка. В 1860 г. И. Х. Поггендорф, редактор физико-химического журнала, получил монографию астронома Ф. Цольнера, в которой автор описал иллюзию, случайно подмеченную им в рисунке ткани

а б в г

Рис. 10.22. Стандартная иллюзия Поггендорфа (*а*) и иллюзия Цольнера (*б*) На *а* наклонные линейные сегменты – две части одной линии, хотя кажется, что они смещены относительно друг друга. На *б* параллельные линии кажутся дивергирующими и конвергирующими. *в* представляет собой увеличенный фрагмент *б* – обратите внимание на то, что на *в* наклонные линейные сегменты, создающие иллюзию Цольнера, тоже кажутся смещенными относительно друг друга. Вариант иллюзии Поггендорфа, представленный на *г*, – диагональ, на которую наложены два вертикально расположенных прямоугольника Сегменты этой в действительности цельной диагонали кажутся еще более смещенными по отношению друг к другу, чем на *а*

(Luckiesh, 1922). Эта иллюзия – *иллюзия Цольнера,* представленная на рис. 10.22, *б*, заключается в том, что длинные параллельные линии, пересеченные короткими диагональными отрезками, кажутся расходящимися.

Что же касается Поггендорфа, то он обратил внимание на другую особенность рисунка, присланного Цольнером, – на кажущееся смещение диагональных сегментов, и описал ее (рис. 10.22, *в*), в результате чего иллюзия и носит имя Поггендорфа – наблюдательного редактора научного журнала (Coren & Girgus, 1978a).

В отличие от других зрительных иллюзий, описанных выше, иллюзию Поггендорфа чаще считают иллюзией выравнивания, или направления, нежели искажением величины или удаленности. Две прерванные диагонали, или наклонные линии, (рис. 10.22, *а*), на самом деле *коллинеарны,* (т. е. лежат на одной прямой), однако большинству наблюдателей из-за иллюзорного увеличения левого сегмента кажется, что он смещен по отношению к правому сегменту.

Эффект Поггендорфа – это искаженное восприятие направления концов диагонали, имеющее место тогда, когда основная часть диагонали оказывается закрытой какой-либо поверхностью или объектом. Он может быть вызван не только простыми линейными рисунками. Эффект Поггендорфа возникает и в реальных условиях при изучении графиков (Poulton, 1985), при наблюдении за разными визуальными объектами (Lucas & Fisher, 1969) и при просмотре фотографий.

Иллюзия Поггендорфа и константность восприятия перспективы

Несмотря на то что известно много объяснений иллюзии Поггендорфа, мы начнем с объяснения, основанного на уже знакомом нам представлении о константности восприятия перспективы, которое исходит из того, что в создающем иллюзию рисунке присутствует кажущаяся удаленность или кажущаяся глубина (Gillam, 1971, 1980; Daniels & Gordon, 1993). Что же касается иллюзии Поггендорфа, то в ней наклонные линии воспринимаются как контуры якобы удаляющихся от наблюдателя горизонтальных поверхностей, лежащих на разных уровнях (рис. 10.23), а центральный прямоугольник – как фигура, лежащая на одной плоскости перед наблюдателем. Рисунок 10.23 показывает, каким образом использование призна-

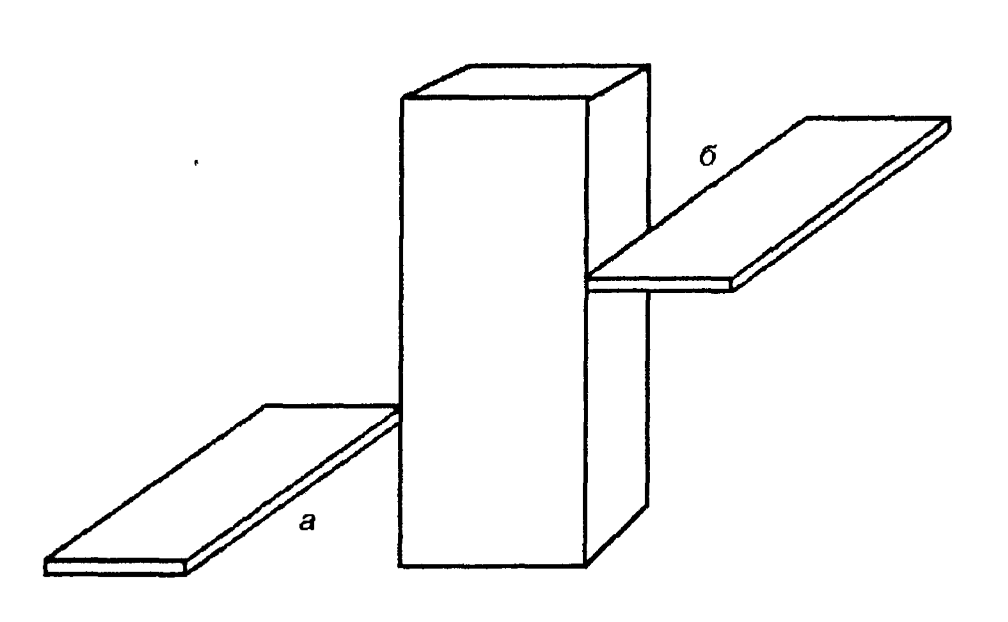


Рис. 10.23. Иллюзии Поггендорфа

Иллюстрация к объяснению иллюзорного смещения двух отрезков диагонали относительно друг друга, основанного на константности восприятия перспективы. На этом рисунке сегменты диагонали (*а*) и (*б*) намеренно представлены не как элементы одной уходящей вдаль поверхности, а как элементы двух разных горизонтальных поверхностей. (*Источник*: Rock, 1975)

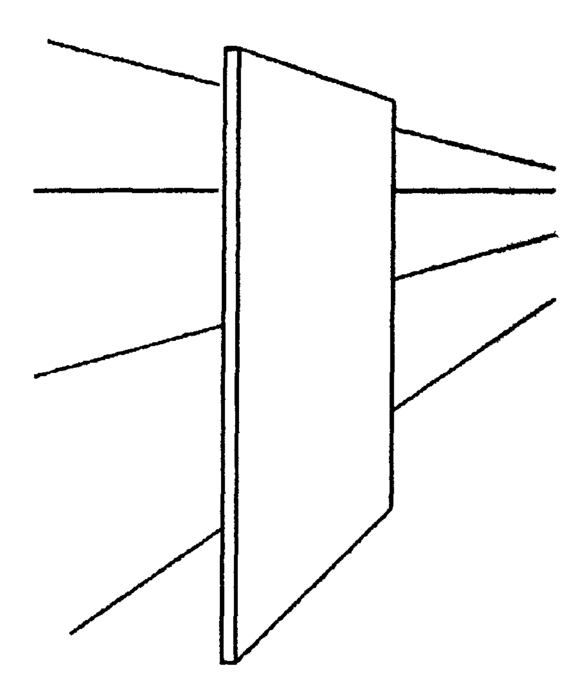


Рис. 10.24. Когда признаки перспективы относятся ко всем элементам иллюзии Поггендорфа, лежащим в одной плоскости, иллюзорный эффект смещения концов наклонных линий значительно уменьшается

ков перспективы и представления о том, что наклонные линии лежат на разной глубине, разрушает восприятие наклонных линий как лежащих в одной плоскости.

Из объяснения, основанного на константности восприятия перспективы, следует, что если прямоугольник, изображенный на рис. 10.23, заменить прямоугольником, который будет восприниматься как уходящий вдаль и ориентированный так же, как наклонные линии, иллюзорный эффект смещения отрезков диагонали относительно друг друга значительно ослабнет. Как следует из рис. 10.24, при таком расположении элементов именно это в действительности и происходит (Gillam, 1971). Концы наклонных линий воспринимаются как лежащие в одной плоскости.

Однако, как и другие иллюзии, все варианты иллюзии Поггендорфа не могут быть полностью объяснены на основании одной лишь константности восприятия перспективы. На рис. 10.25 представлены версии иллюзии Поггендорфа, не содер-

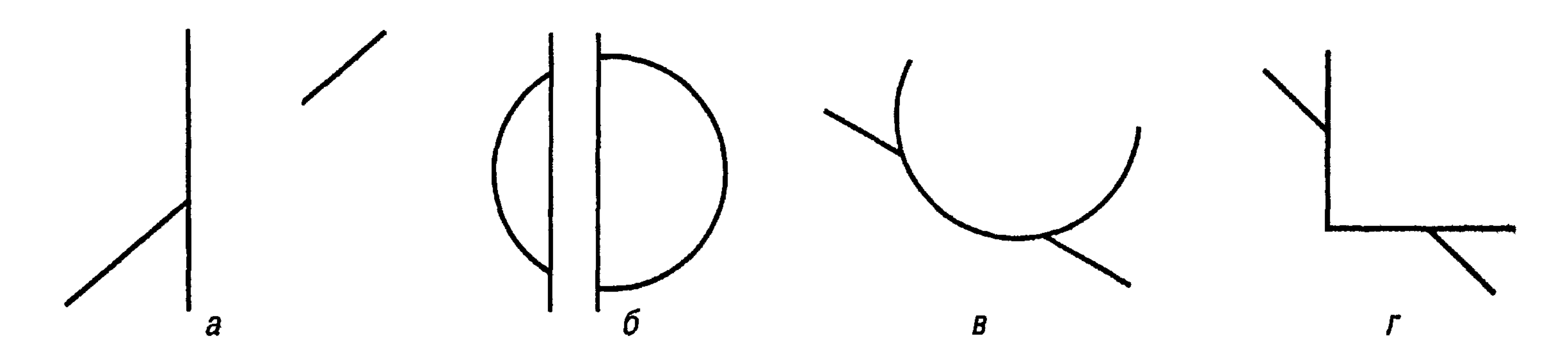


Рис. 10.25. Варианты иллюзии Поггендорфа, которые тоже производят впечатление смещения одного элемента относительно другого

а – наклонные сегменты должны были бы производить впечатление непрерывной линии, но кажутся смещенными относительно друг друга. *б* – круг, пересеченный двумя параллельными линиями, воспринимается как сегменты двух кругов разного диаметра. Аналогичные иллюзорные эффекты вызывают также *в* и *г*. (*Источник*: Greene, 1988)

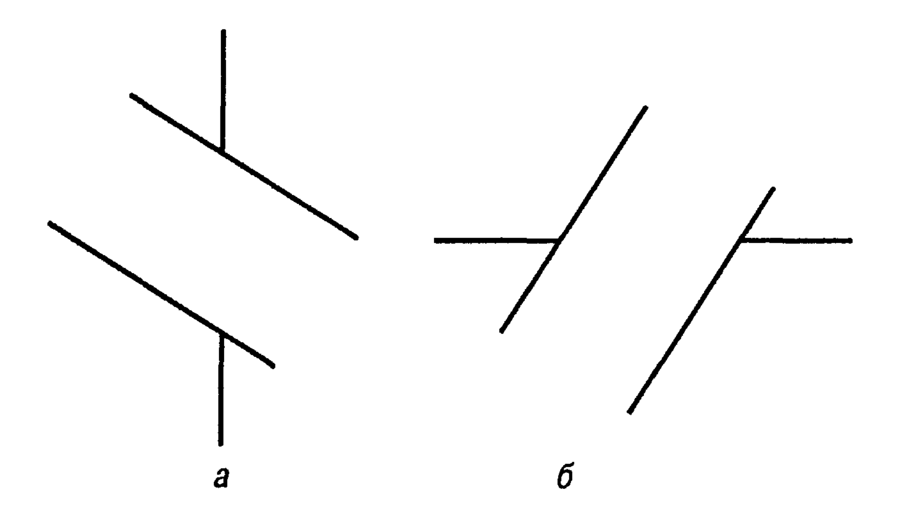


Рис. 10.26. Иллюзия наклона Поггендорфа

жащие характеристических признаков кажущейся перспективы, однако производящие устойчивое впечатление смещения одного элемента относительно другого. Более того, исходя только из представлений, основанных на константности восприятия перспективы, нельзя объяснить, почему, когда стандартная фигура Поггендорфа развернута так, что «разрезаемая» ею прямая располагается вертикально, под прямым углом, или горизонтально, под углом, равным 180° (рис. 10.26), воздействие иллюзии на наблюдателя, т. е. эффект смещения, ослабевает или вообще пропадает (Masini et al., 1992; Spivey-Knowlton & Bridgement, 1993). Но один лишь наклон фигуры не способен существенно повлиять ни на один из ее возможных признаков перспективы. Как минимум это свидетельствует о том, что в восприятие смещения фигуры в иллюзии Поггендорфа помимо кажущейся перспективы вовлечены еще какие-то факторы, хотя какие именно — пока неясно (Greene & Fisher, 1994; Greene & Verloop, 1994).

Некоторые из хорошо известных иллюзий, к описанию которых мы сейчас переходим, не имеют очевидной связи ни с кажущимися признаками глубины, ни с ошибочным использованием константности восприятия размера. Возможно, самой простой из них — по крайней мере по количеству компонентов, необходимых для того, чтобы иллюзия оказала на наблюдателя максимально возможное воздействие, — является *горизонтально-вертикальная иллюзия.*

Горизонтально-вертикальная иллюзия

Один из вариантов **горизонтально-вертикальной иллюзии**, автором которой является Вундт (Wundt) (1858), представлен на рис. 10.27.

Хотя наблюдателю кажется, что вертикальная линия длиннее, чем горизонтальная, обе пересекающиеся линии равны по величине. Как правило, чтобы горизонтальная линия казалась равной по величине вертикальной, она должна быть более чем на 30 % длиннее (рис. 10.28). (Следует, однако, отметить, что если смотреть на рисунок одним глазом, этот эффект несколько уменьшается (Prinzmetal & Gettlemann, 1993).)

Искаженное восприятие относительной длины вертикальных и горизонтальных объектов не ограничивается такими простыми примерами, как две пересекающиеся линии. Чапанис и Манкин (Chapanis & Mankin, 1967) сообщают о том, что в реальных условиях люди нередко считают такие хорошо знакомые им объекты, как здания, счетчики на парковках и высокие деревья более высокими, чем они есть на

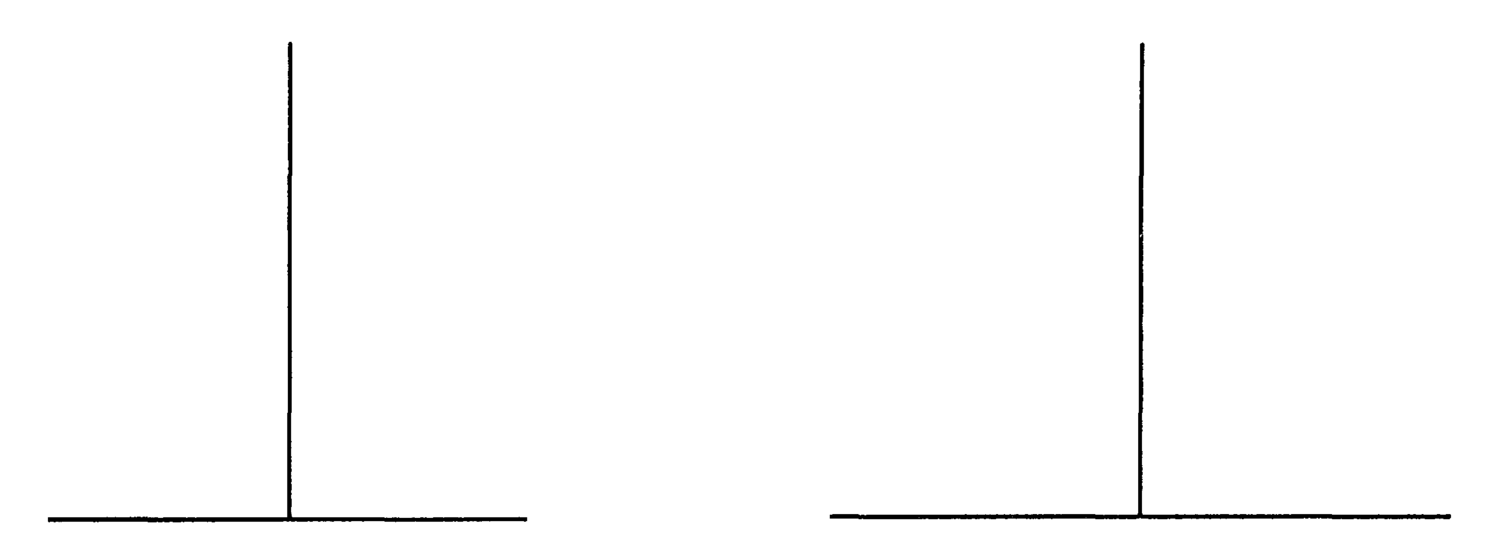


Рис. 10.27. Горизонтально-вертикальная иллюзия. Вертикальная и горизонтальная линии равны по величине

Рис. 10.28. Кажущиеся равными по длине вертикальная и горизонтальная линии. Большинству людей горизонтальная и вертикальная линии кажутся равными по длине; однако первая более чем на 30 % длиннее второй

самом деле. Вертикальные линии всегда кажутся длиннее, чем физически равные им горизонтальные линии, что, конечно же, используют в своей работе архитекторы, дизайнеры интерьеров и кутюрье.

Хотя такое объяснение горизонтально-вертикальной иллюзии, с которым следовало бы полностью согласиться, и отсутствует, можно с уверенностью сказать, что каждый из элементов — и горизонтальный, и вертикальный — вносят свой вклад в то, насколько сильно результирующее воздействие этой иллюзии на наблюдателей. Мазин и Видотто (Masin & Vidotto, 1983) установили, что вертикальный сегмент, включенный в вызывающую иллюзию композицию, кажется наблюдателю длиннее, чем та же самая линия, предъявленная изолированно. Точно так же и горизонтальный сегмент, являющийся частью рисунка, вызывающего иллюзию, кажется короче, чем та же самая линия, предъявленная сама по себе. А это значит, что горизонтально-вертикальная иллюзия является следствием *как* кажущегося «удлинения» вертикальной линии, *так* и кажущегося «укорочения» горизонтальной линии.

Иллюзии контраста

Иллюзии контраста — это искажения восприятия стимулов, являющиеся результатом противоположного, или *контрастного*, влияния окружающих их, или контекстуальных, стимулов, в которые они включены. Иллюзии контраста потому представляют особый интерес, что подчеркивают роль зрительного контекста в восприятии площади, длины, формы и пространственной ориентации.

Иллюзия, описанная в конце главы 2 как иллюзия Болдуина (см. рис. 2.12), и *иллюзия Эббингауза,* представленная на рис. 10.29, — важнейшие примеры стойких искажений восприятия, вызванных контрастом.

Два внутренних круга на *A* и на *B* (рис. 10.29) физически равны между собой. Однако площадь круга *A* кажется больше благодаря тому, что он окружен меньшими по площади кружками, а площадь круга *B* — меньше, поскольку он соседствует с бóльшими по величине кругами. (Вариант этой иллюзии описан в работе Stapel & Koomen, 1977.) Представленная на рис. 10.30 *иллюзия Ястрова* также иллюстрирует влияние контраста на восприятие величины.

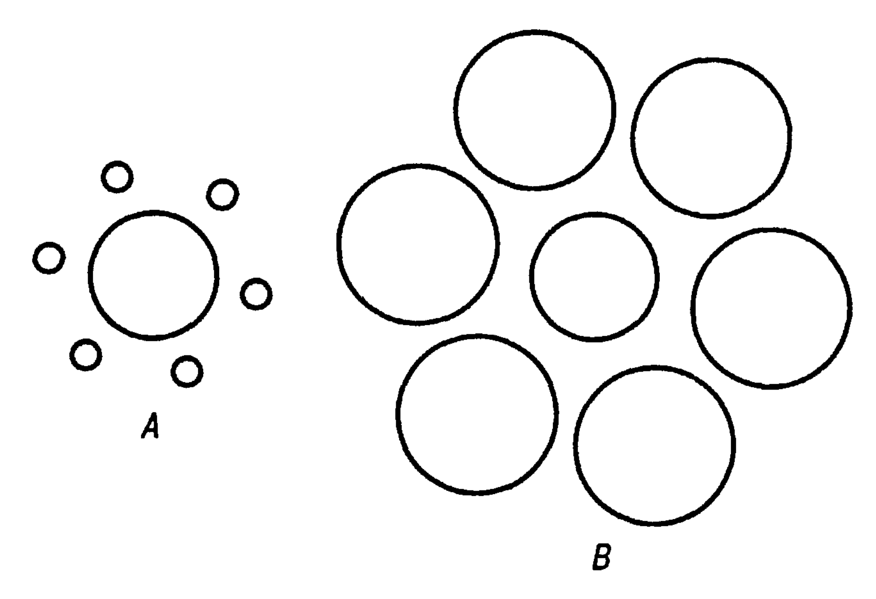


Рис. 10.29. Иллюзия Эббингауза (1902) и эффекты контраста

Центральный круг на *A* благодаря окружающим его маленьким кружкам кажется больше, чем есть на самом деле. Идентичный ему по величине центральный круг на *B* кажется наблюдателю меньше, чем он есть на самом деле, поскольку его окружают бóльшие по величине круги

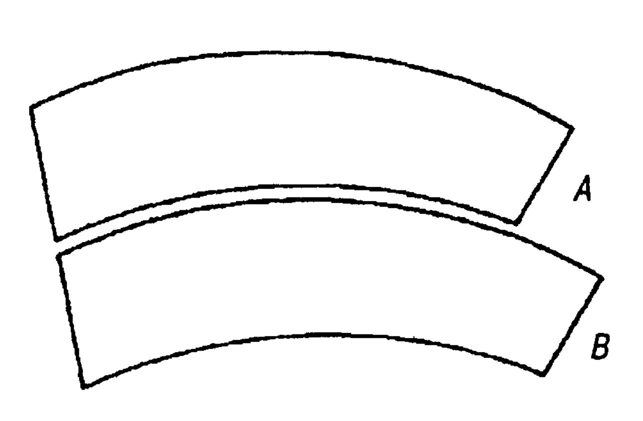


Рис. 10.30. Иллюзия, авторство которой приписывается Ястрову (1891)

Хотя обе фигуры идентичны, наблюдателю кажется, что *B* длиннее, чем *A*. Более короткая сторона *A* контрастирует с более длинной стороной *B*, в результате чего *A* воспринимается им как более короткая, а *B* – как более длинная

Нижняя искривленная фигура *B* кажется зрителю более длинной, чем верхняя фигура *A*, хотя они и идентичны. На рис. 10.31 представлен пример *иллюзии, создаваемой контрастом наклона*, в которой вертикальные линии кажутся наклоненными в сторону, противоположную наклону окружающих их линий фона.

Влияние контраста, приводящее к искаженному восприятию формы, иллюстрируется **иллюзиями Вундта и Геринга** (рис. 10.32).

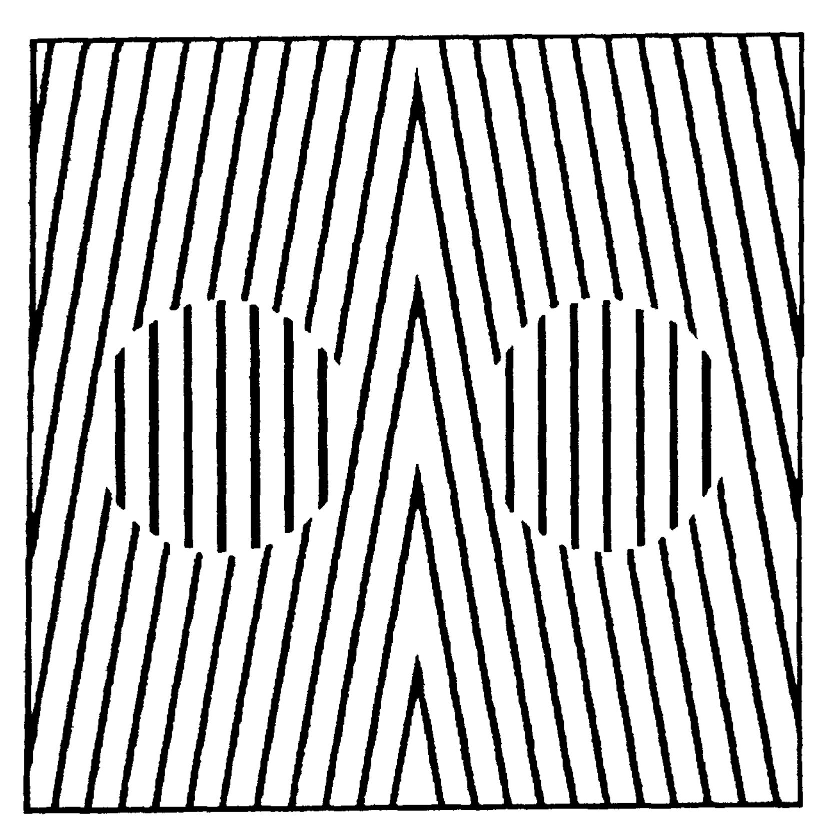
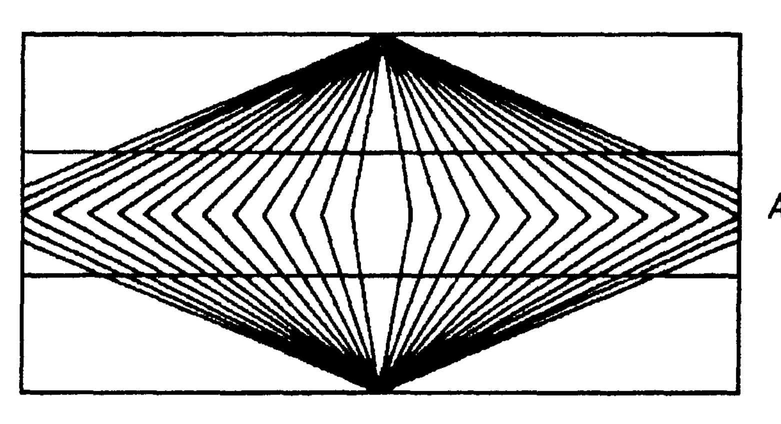


Рис. 10.31. Иллюзия, создаваемая контрастом наклона

В центральных кругах, окруженных наклонными линиями, – вертикальные прямые, которые благодаря фону кажутся наклоненными в сторону, противоположную наклону линий, образующих фон



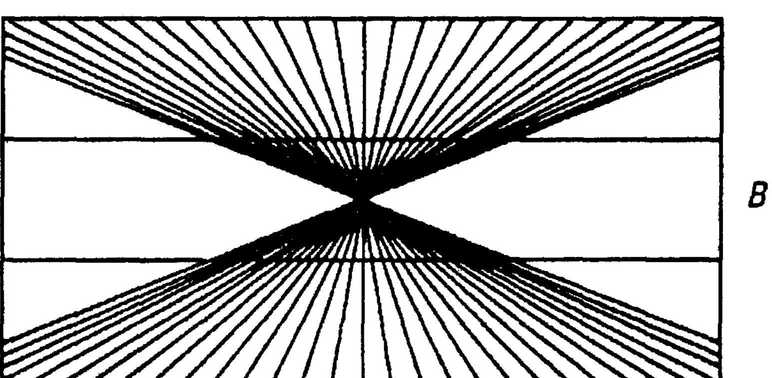


Рис. 10.32. *A* – иллюзия В. Вундта (1896). Кажется, что горизонтальные параллельные линии в середине изогнуты. *B* – иллюзия Геринга. Кажется, что горизонтальные параллельные линии в середине изгибаются – верхняя «выгибается» вверх, а нижняя «прогибается» вниз

Обе пары горизонтальных линий — параллельные друг другу прямые, но в иллюзии Вундта они кажутся «прогнувшимися» внутрь, а в иллюзии Геринга — наружу. Аналогичное искажение восприятия в результате контраста между двумя примыкающими друг к другу участками (рисунка) характерно и для **иллюзии Фрейзера** (рис. 10.33).

Очевидное влияние контраста между примыкающими друг к другу белыми и черными прямоугольниками искажает восприятие физически параллельных друг другу фигур в **иллюзии Мюнстерберга**, представленной на рис. 10.34.

Впечатление непараллельности столь сильно, что разрушить его может только линейка, приложенная к основанию горизонтальных прямоугольников.

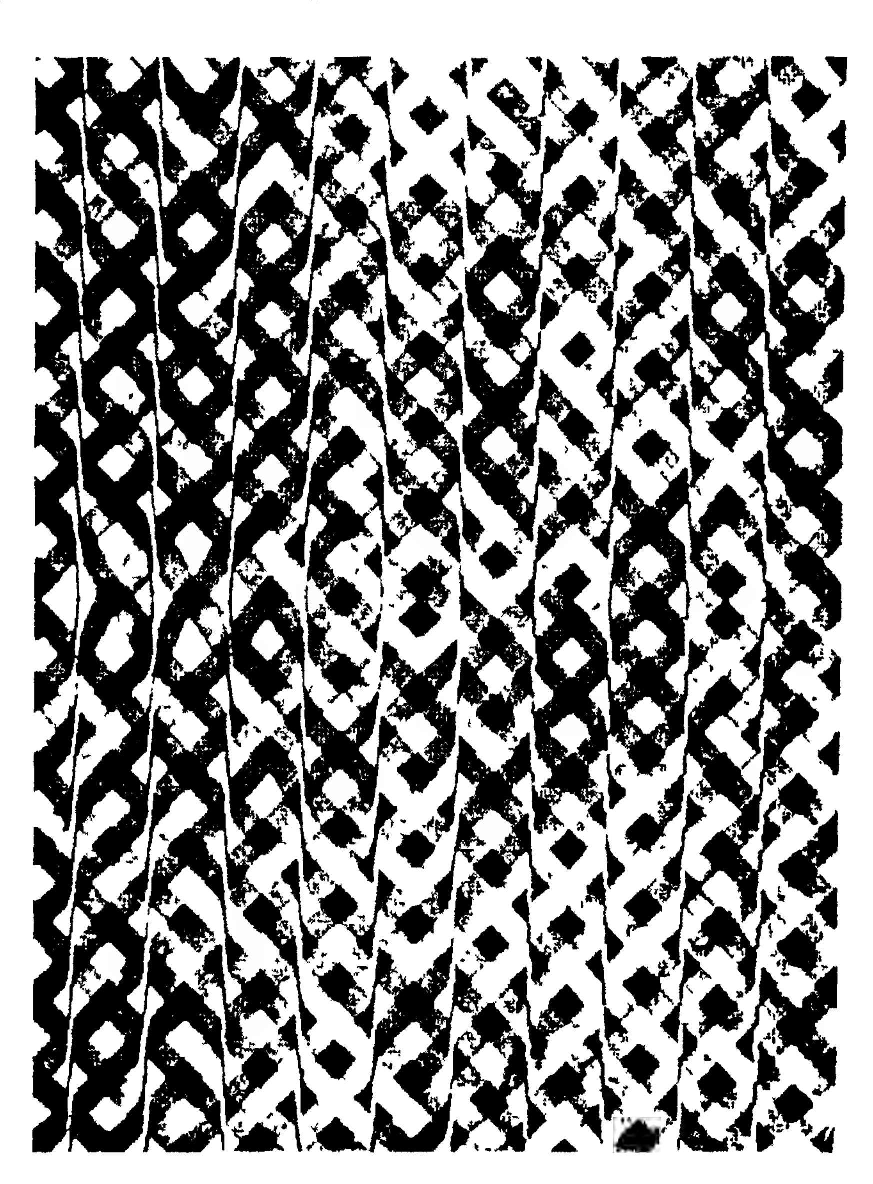


Рис. 10.33. Иллюзия «витой веревки», или иллюзия Дж. Фрейзера (1908)

На фоне паттерна, образованного пересекающимися диагоналями, прямые линии кажутся изогнутыми. Свое название эта иллюзия получила потому, что ее можно испытать, глядя на витую веревку на фоне клетчатой текстуры

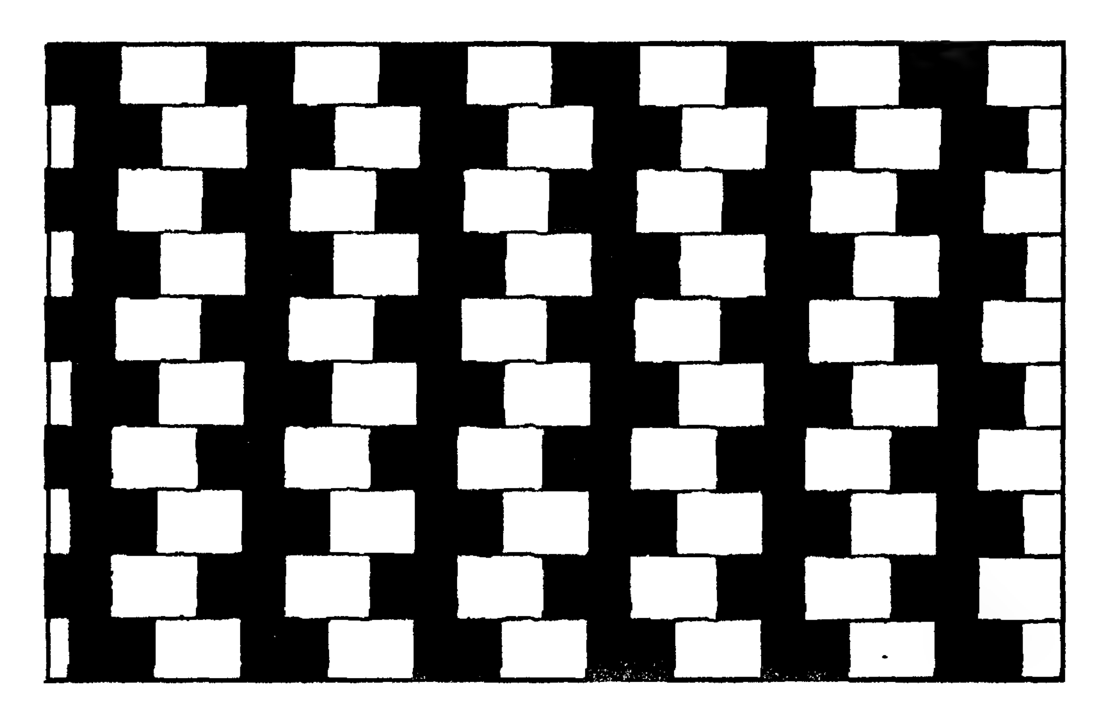


Рис. 10.34. Иллюзия Мюнстерберга (1897)

Края всех рядов паттерна, образованного чередующимися белыми и черными прямоугольниками, кажутся непараллельными

Мультистабильные (обратимые) фигуры с двойственным восприятием глубины

Известно немало фигур, аналогичных описанным в главе 7, в разделе, посвященном восприятию сочетания фигура–фон, и имеющим такие характеристические признаки глубины, благодаря которым их пространственная ориентация может быть воспринята по-разному. Любая из фигур, представленных на рис. 10.35, после ее непродолжительного рассматривания спонтанно меняет свою пространственную ориентацию на противоположную.

При продолжительном всматривании в подобные фигуры их восприятие периодически изменяется на противоположное. Это происходит вследствие отсутствия в подобных фигурах достаточного объема стимульной информации, которая позволила бы признать их абсолютно стабильными и однозначно воспринимаемыми по глубине. Фигуры, глубина которых может восприниматься двояко, называются **мультистабильными** (Attneave, 1971; Papathomas, 1999), или **обратимыми фигурами**. Например, для такой простой трехмерной фигуры, как куб Неккера, вероятность двух вариантов восприятия расположения поверхностей по глубине практически одинакова — он кажется то слегка наклоненным вперед, то «задранным» вверх, — но одновременное восприятие этих двух вариантов невозможно.

Мультистабильные фигуры и адаптация

Если доступная наблюдателю информация о глубине дает достаточно оснований для ее двоякого толкования, альтернативные варианты восприятия одной и той же фигуры равновероятны (или почти равновероятны). После продолжительного рассматривания такой мультистабильной фигуры, как куб Неккера, спонтанная смена одного восприятия другим начинает учащаться. Полагают, что в основе этого явления лежит механизм *селективной адаптации* и «усталости–восстановления». Сторонники подобного объяснения исходят из того, что в восприятии разных возможных вариантов обратимой фигуры участвуют разные каналы зрительной системы (Crunau et al., 1984; Long et al., 1983; Long & Olszweski, 1999; Long et al., 1992; Toppino & Long, 1987). Более того, при функционировании этих каналов протекают взаимоисключающие друг друга процессы, в результате чего в каждый данный момент воспринимается лишь один из двух возможных вариантов (эти каналы функционируют аналогично тому, как, предположительно, функционируют и каналы, участвующие в создании эффектов последействия геометрии поверхности объекта, цвета, наклона и движения, речь о которых шла в предыдущих главах). По истечении определенного промежутка времени восприятие одного из возможных вариантов мультистабильной фигуры селективно адаптируется и постепенно «утомляется», в результате чего возникает восприятие другой альтернативы. По прошествии какого-то времени и оно «утомляется», и ему на смену приходит первоначальная версия, которая к этому моменту уже успела «оправиться от усталости». Однако это «восстановление сил» неполное, в результате чего смена вариантов восприятия начинает происходить быстрее. Если продолжать всматриваться в мультистабильную фигуру, продолжится и этот процесс, причем спонтанное чередование восприятий будет происходить со все возрастающей скоростью до тех

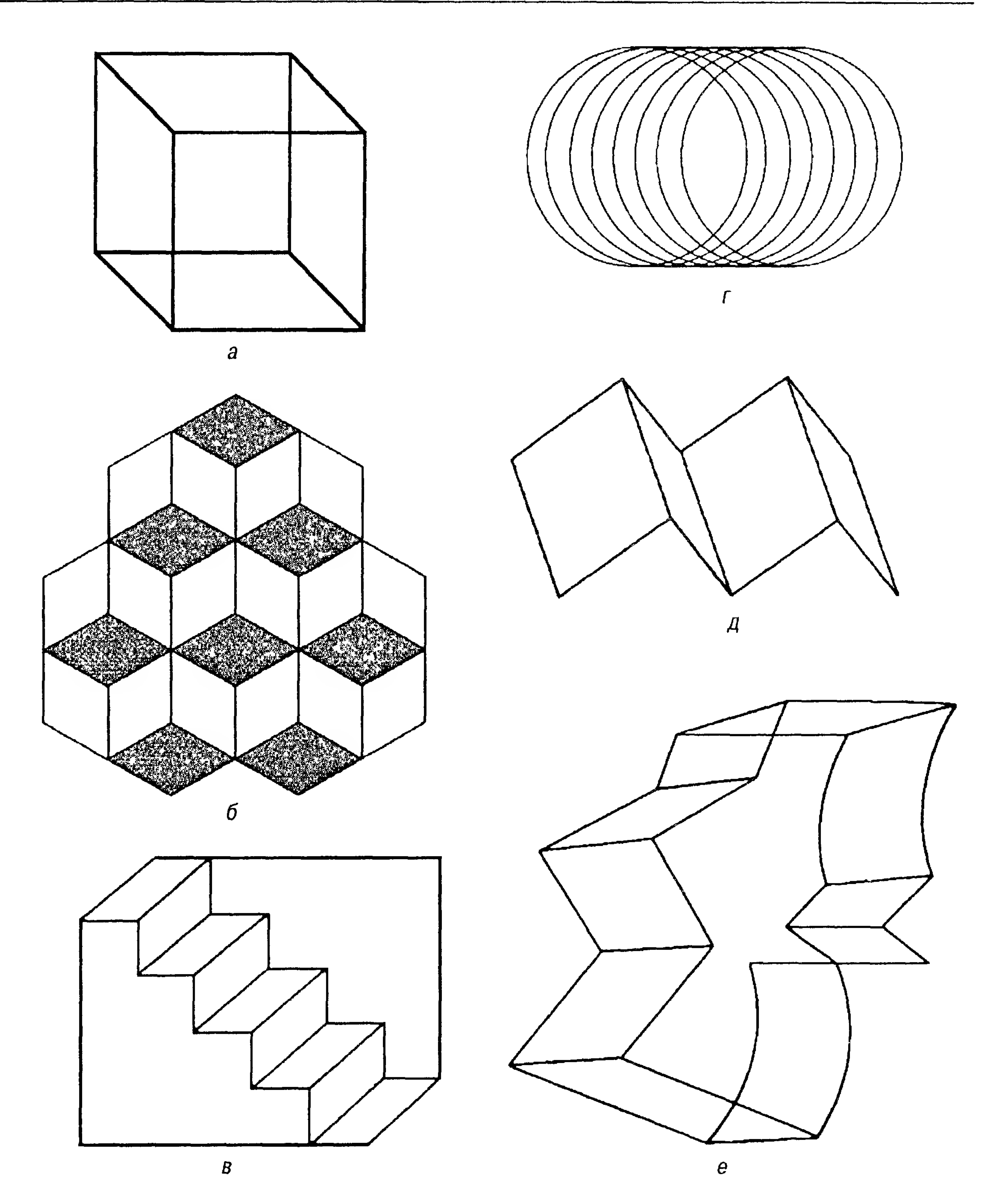


Рис. 10.35. *а* – куб Неккера (1832). После непродолжительного рассматривания восприятие глубины куба изменяется на противоположное. *б* – фигура, которая воспринимается как сочетание либо 6, либо 7 кубиков. *в* – лестница Шредера (1858). Фигура, которая воспринимается то как лестница, то как нависающий карниз. *г* – каждый из концов этой фигуры, представляющей собой набор колец, попеременно воспринимается то как ближний, то как дальний. *д* – иллюзия Маха (1866). В результате продолжительного всматривания в него плоскостное изображение сложенного листа бумаги изменит свою пространственную ориентацию. *е* – иллюзия Ноя Шиффмана (1979). Пример мультистабильной фигуры, не содержащей ни знакомых форм, ни прямых углов, ни кругов

пор, пока эта скорость не достигнет постоянного значения. Следовательно, флуктуации восприятия пространственной ориентации фигур с неоднозначными пространственными характеристиками являются результатом циклического характера процесса «утомления и восстановления». Вспомните рис. 7.33: восприятие таких

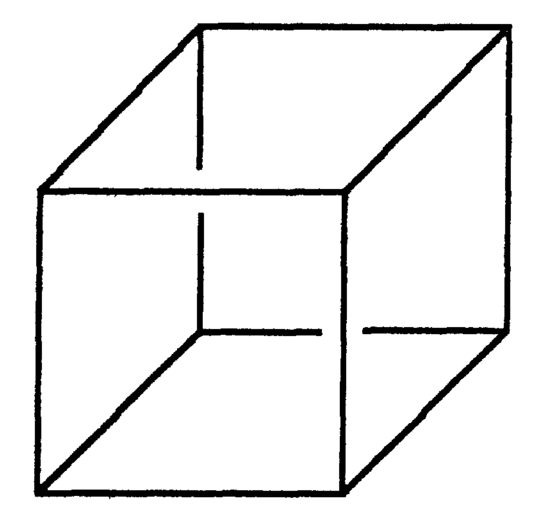


Рис. 10.36. Измененный куб Неккера

Когда перекрывание (или частичное загораживание) линейных сегментов таково, что пространственная неопределенность фигуры уменьшается, изменение кубом Неккера его пространственной ориентации на противоположную становится значительно менее вероятным

пространственно неопределенных, обратимых фигур, как куб Неккера, скорее может быть подвержено влиянию *перцептивной установки* (*perceptive set*), чем «адаптации–усталости». Известна точка зрения, согласно которой возникновение во время рассматривания куба Неккера либо перцептивной установки, либо вызванных адаптацией спонтанных смен перцептивных альтернатив зависит от *продолжительности* рассматривания (Long, Toppino & Mondin, 1992). Как уже отмечалось в главе 7, при очень непродолжительном рассматривании — менее 100 мс — возникает эффект перцептивной установки. При более продолжительном рассматривании, а в данной главе речь идет именно о таких условиях, имеет место влияние «адаптации–усталости», и альтернативные варианты восприятия спонтанно сменяют друг друга. Если же к такой мультистабильной фигуре, как куб Неккера, добавлены признаки глубины, делающие более вероятным какой-либо один вариант ее восприятия, то в отличие от цикличной смены перцептивных альтернатив доминирует восприятие, соответствующее этим признакам. В тех случаях, когда признаки глубины выражены более четко, возможности для двоякого толкования пространственной ориентации фигуры значительно уменьшаются и изменение ее пространственной ориентации на противоположную становится менее вероятным (рис. 10.36).

Факторы, определяющие возникновение иллюзий

Нет ни одной теории, которая предложила бы единый механизм или процесс, с достаточной полнотой или хотя бы удовлетворительно объясняющий основные пространственные иллюзии. Вполне может быть, что вообще не существует одного такого процесса или механизма, способного объяснить происхождение любой из известных иллюзий. В этой связи заслуживает внимания гипотеза, согласно которой происхождение каждой отдельной иллюзии связано с несколькими различными источниками, часть которых определяется структурой глаза и нейронными процессами, происходящими на сетчатке, а часть — когнитивными факторами более высокого уровня, включая логические суждения и предшествующий опыт. В соответствии с этим подходом Корен и Гергус (Coren & Girgus, 1978f, 1978b; см. также Gregory, 1991) предположили существование двух не зависимых друг от друга, первичных уровней механизмов искажения, каждый из которых может участвовать в создании иллюзорного восприятия. Мы будем называть их *оптико-ретинальными* (или структурными) *компонентами* и *когнитивными компонентами*.

Оптико-ретинальные компоненты

В основе **оптико-ретинальных компонентов** лежат анатомические или физиологические (т. е. структурные) механизмы зрительной системы. Структурные факторы включают искажения, создаваемые такими формирующими ретинальное изображение элементами глаза, как роговица и хрусталик. Роль структурных компонентов иллюстрируется **субъективной кривизной** (рис. 10.37).

Субъективное искривление прямых линий происходит преимущественно при боковом, периферическом зрении, поскольку образ шахматной доски проецируется на искривленную поверхность сетчатки. Возможно, мы потому обычно не осознаем субъективной кривизны, что редко полагаемся исключительно на периферическое зрение, когда нужно сделать вывод относительно формы объекта или геометрии его реальной поверхности. Однако когда такие фигуры, как та, что представлена на рис. 10.37, рассматриваются изолированно, вне определенного контекста, они могут служить убедительными примерами зрительных искажений.

Другой оптико-ретинальный эффект, который также может вносить свой вклад в восприятие зрительных иллюзий, особенно основанных на сочетании пересекающихся линий, углов и контрастных участков, связан со «смазыванием», или размыванием, ретинального изображения вследствие дефектов оптической системы глаза. Когда контуры пересекаются или оказываются на сетчатке слишком близко друг к другу, их тормозное взаимодействие и размывание сетчаточного образа

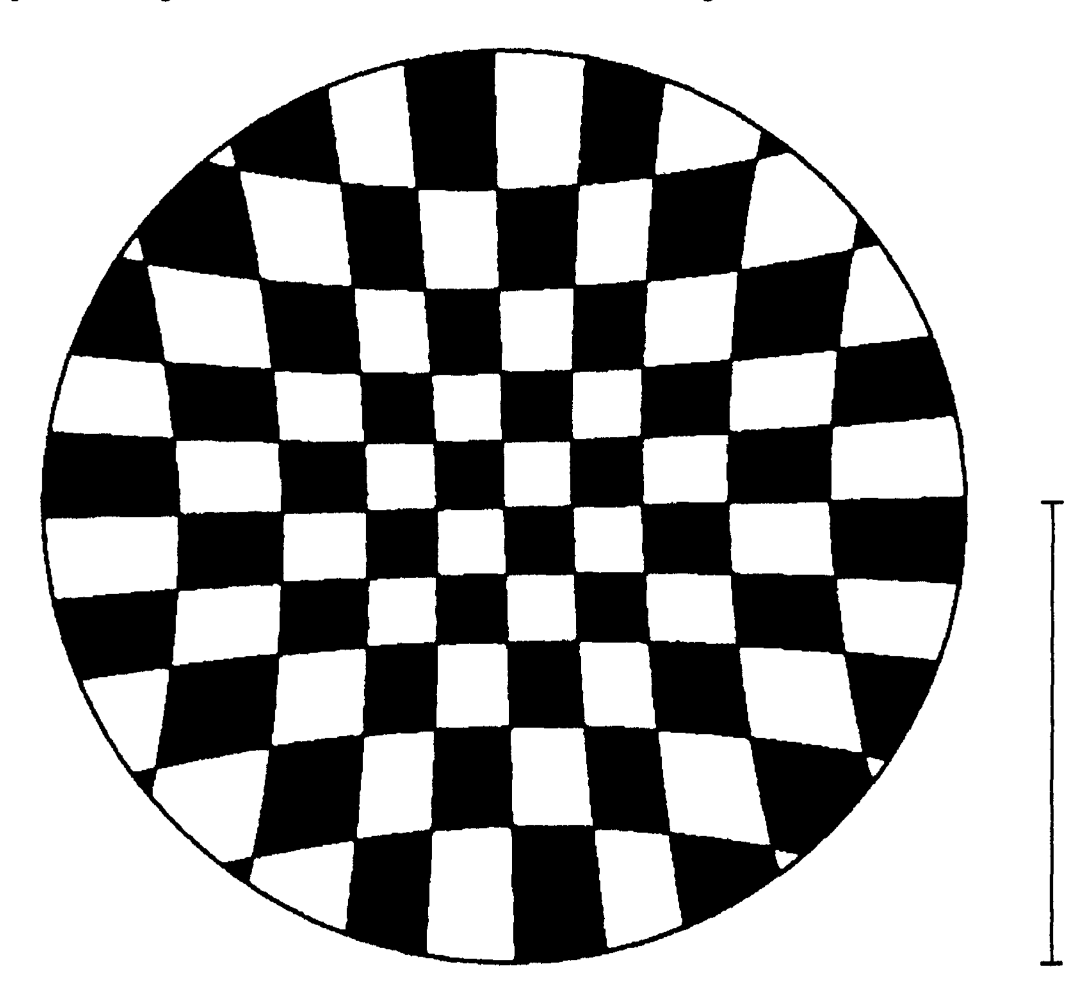


Рис. 10.37. Субъективная кривизна (опыт Гельмгольца, 1866)

Закрыв один глаз, поднесите этот рисунок ко второму глазу и рассмотрите его, держа на расстоянии, равном примерно длине вертикального отрезка в правом нижнем углу. Вы увидите рисунок обычной шахматной доски, образованный черными и белыми квадратами примерно равной величины, ряды которых параллельны друг другу. Линии на шахматной доске искривлены для того, чтобы скомпенсировать субъективное искривление, возникающее тогда, когда на них смотришь боковым зрением

может оказаться достаточным для искажения восприятия пространственной ориентации (Greene, 1993), местоположения (Badcock & Westheimer, 1985, Westheimer, 1990) и такого явления, как контраст (Pollack & Jaeger, 1991; Greene & Verloop, 1994).

Более того, Гинсбург также предположил (Ginsburg, 1986), что причиной искажения восприятия контура стимула могут быть те каналы зрительной системы, которые дифференцированно «настраиваются» на разные пространственные частоты. Согласно этому предположению, одни пространственные компоненты зрительного образа извлекаются специализированными «фильтрами» зрительной системы с большей легкостью, нежели другие Если зрительная система подобным образом «фильтрует» информацию о каком-то конкретном дисплее, могут оказаться утраченными детали паттернов элементов, содержащих такие пространственные частоты, к которым зрительная система относительно нечувствительна Это может вызвать искажения изображения, весьма похожие на те, что вызывают зрительные иллюзии.

Структурные факторы глаза, сетчатки и ее нейронных связей могут способствовать возникновению зрительных иллюзий, особенно в тех случаях, когда в фигурах присутствуют углы, пересекающиеся линии и контрастные участки (т. е. подобное утверждение прежде всего относится к таким иллюзиям, как те, что изображены на рис. 10.31–10.34). Однако сфера приложения оптико-ретинальных эффектов вообще ограничена, и с их помощью невозможно объяснить все многообразие иллюзорных композиций (фигур). Не исключено, что значительное число иллюзорных эффектов может быть связано с центральными, или когнитивными, компонентами.

Когнитивные компоненты

К числу **когнитивных компонентов**, вносящих свой вклад в возникновение иллюзий, относятся предшествующий опыт, научение и внимание Очевидными примерами являются те факторы, которые, как полагают, участвуют в механизме константности восприятия перспективы в таких иллюзиях, как иллюзия Луны, а также иллюзии Понцо и Мюллера-Лайера. Как правило, кажущиеся источники информации о глубине и расстоянии способны «запускать» компенсаторный механизм константности восприятия величины. Так, из этого положения следует, что наблюдатели, опирающиеся на свой предшествующий опыт, в соответствии с которым сходящиеся линии являются признаком удаленности, особенно чувствительны к сходящимся лучам иллюзии Понцо.

Соответственно этому в таких зависимых от удаленности композициях нет ничего, что имело бы отношение к структурным факторам глаза. Для большинства вышеописанных иллюзий получены доказательства того, что определяющий их восприятие фактор должен лежать на более высоком уровне, чем проходящие в глазу оптические процессы. Шиллер и Винер (Schiller & Wiener, 1962) создали *стереограммы* таких иллюзий, как иллюзии Понцо, Поггендорфа, Цольнера и Эббингхауза, а также горизонтально-вертикальной иллюзии, и стимулировали глаза наблюдателей, предъявляя каждому глазу одну из половин стереоскопической пары. Например, в случае иллюзии Понцо, одному глазу предъявлялись две парал-

лельные линии, а второму — окружающие их сходящиеся лучи. Полученные результаты свидетельствовали о том, что эффекты искажения были практически такими же, как и при обычном восприятии рисунка. Известны и данные в пользу центрального происхождения иллюзии Поггендорфа, полученные с использованием аналогичной методики (Weiss, Hewitt & Mentzer, 1979). Авторы этого исследования также установили, что иллюзии Ястрова и Геринга тоже скорее центрального, нежели ретинального происхождения. Центральное происхождение ряда иллюзий, включая и иллюзию Мюллера-Лайера, подтверждено Джулезом, который использовал для этого случайно-точечные стереограммы, описанные в главе 9 (Julesz, 1971). Эти данные свидетельствуют о том, что искажение восприятия, вызываемое перечисленными выше иллюзиями, не связано с оптико-ретинальными компонентами, а происходит на каком-то более высоком, чем ретинальный, уровне зрительной системы и этот уровень как минимум выше того, на котором впервые сходятся сигналы, поступающие из обоих глаз.

Внимание наблюдателя представляет собой важнейший когнитивный компонент из всех, которые могут участвовать в восприятии зрительной иллюзии. Например, рассматривая рис. 10.38, вы можете заметить, что восприятие величины круга зависит от того, на какие стрелки — внутренние или внешние — направлено ваше внимание.

Однако даже без какого бы то ни было прямого манипулирования вниманием наблюдателя степень его подверженности иллюзии Мюллера-Лайера может быть понижена, если «наконечники» и центральные сегменты окрашены в разные цвета (Sadra & de Weert, 1984). Возможно, это является следствием косвенного воздействия на внимание, в результате которого у «наконечников» остается меньше шансов повлиять на сравнение длины центральных сегментов.

Помимо внимания, когнитивными факторами, причастными к возникновению зрительных иллюзий, являются также *продолжительность нахождения в поле зрения человека стимула, вызывающего визуальную иллюзию*, и *научение в результате опыта*. Хорошо известно, что эффект многих зрительных иллюзий при их продолжительном воздействии на зрительную систему снижается. Установлено, что обратная связь, или научение в результате опыта, играет решающую роль в снижении подверженности влиянию иллюзии Мюллера-Лайера (Predebon et al., 1992; Predebon, 1998; Watson, Greist-Bousquet & Schiffman, 1991). Однако несмотря на то что «степень иллюзорности» многих иллюзий при их продолжительном воздей-

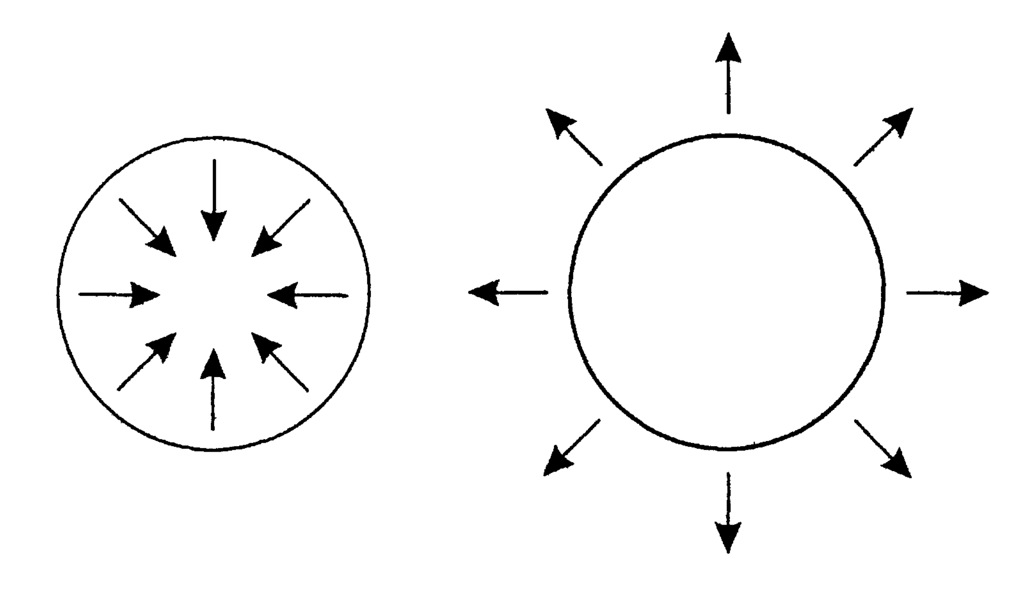


Рис. 10.38. Два круга равны по площади, но концентрация внимания на стрелах приводит к тому, что кажется, будто левый круг сжимается, а правый – расширяется

ствии на зрительную систему и снижается, как правило, нулевого значения она не достигает. Так, сколько бы времени человек ни рассматривал иллюзию Мюллера-Лайера, представленную на рис. 10.17, и как бы часто он это ни делал, полностью иллюзия не исчезнет.

Фигуры, вызывающие множественные иллюзорные эффекты

Представление о зрительных иллюзиях как о результатах действия многих факторов находится в соответствии с наблюдением, суть которого заключается в том, что в некоторые зрительные иллюзии, возможно, включены и иллюзорные эффекты более общего характера. Например, наблюдательный читатель может заметить, что **параллелограмм Зандера**, представленный на рис. 10.39, содержит компоненты иллюзии Мюллера-Лайера.

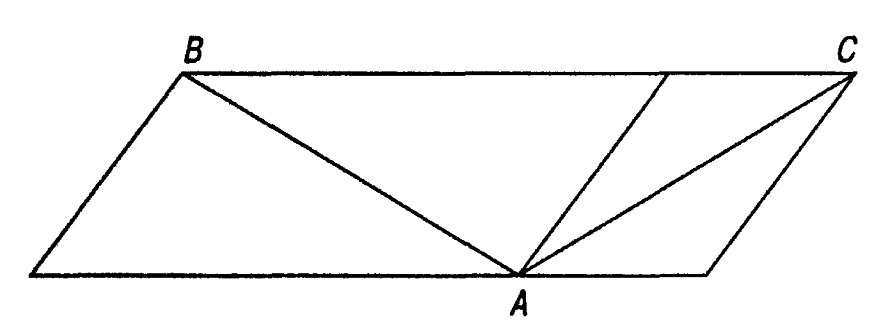


Рис. 10.39. Параллелограмм Зандера (1926)
Диагональ *AB* кажется длиннее диагонали *AC*, хотя на самом деле они равны Обратите внимание на то, что в этот параллелограмм включены элементы стрелы с развернутым внутрь наконечником – фигуры Мюллера-Лайера.

Если можно «разложить» некоторые зрительные иллюзии на эффекты более общего характера, следовательно, можно и объединить несколько эффектов, вызывающих зрительные иллюзии, и создать композицию, обладающую еще более сильным воздействием на зрителя. Как следует из рис. 10.40, необычное пространственное искажение является результатом сочетания иллюзий Мюллера-Лайера и Понцо, а добавление признаков перспективы еще более усиливает влияние композиции на зрителей.

Короче говоря, не исключено, что большинство зрительных иллюзий есть следствие нескольких причин. В иллюзорное восприятие могут вносить свою лепту и некоторые искажающие эффекты, связанные со структурой глаза, и нейронные процессы, происходящие на уровне сетчатки, и когнитивные процессы. Именно поэтому более логически оправданной, нежели поиск одного-единственного механизма, объясняющего происхождение иллюзий, представляется точка зрения, суть которой заключается в том, что зрительные иллюзии могут быть либо результатом

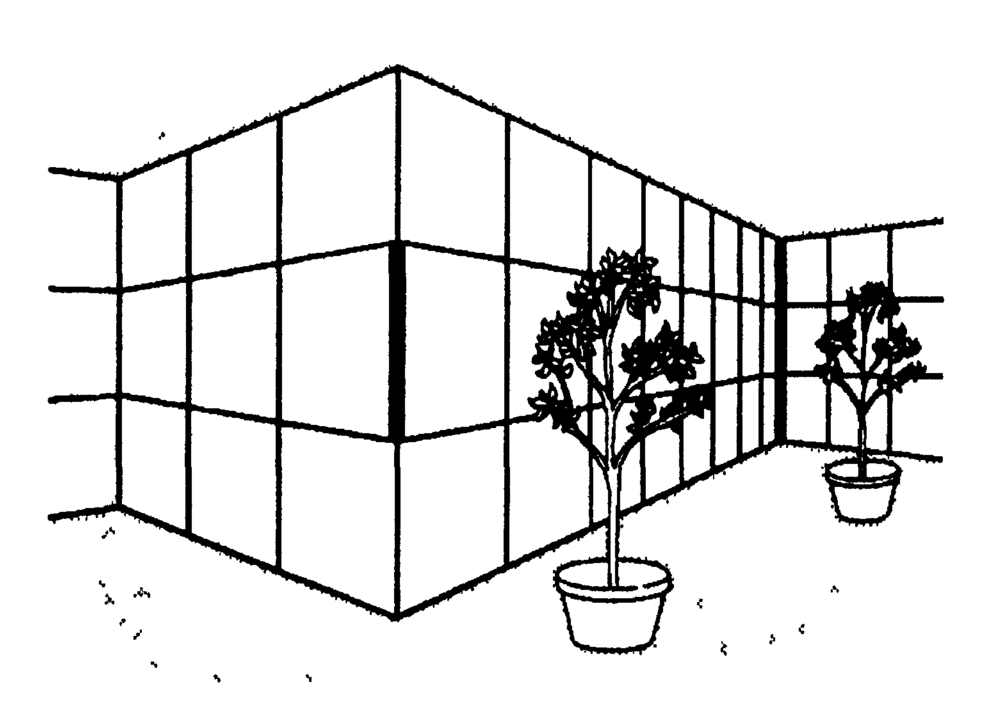


Рис. 10.40. Фигура, сочетающая в себе эффекты нескольких зрительных иллюзий. Она создана на основе иллюзий Мюллера-Лайера и Понцо, и для усиления ее воздействия на зрителей к ней добавлены признаки перспективы. Жирная вертикальная линия справа кажется более длинной, чем такая же линия слева, однако они равны по величине

обработки визуальной информации на нескольких уровнях зрительной системы, либо комбинацией нескольких эффектов, производимых несколькими зрительными иллюзиями.

«Невозможные фигуры»

Завершая главу, в которой наряду с другими вопросами были обсуждены и зрительные иллюзии, мы хотим представить читателям изображения нескольких любопытных фигур, которые содержат ряд несовместимых друг с другом признаков глубины и которые, как следует из их названия, физически не существуют. Хотя на первый взгляд эти фигуры кажутся реальными, цельными объектами, наши представления о восприятии пространства к ним неприменимы. Так называемые **«невозможные фигуры»**, например, такие, как изображенные на рис. 10.41, действительно могут смутить и поставить в тупик тех, кто увидит в них изображение стабильных объемных объектов.

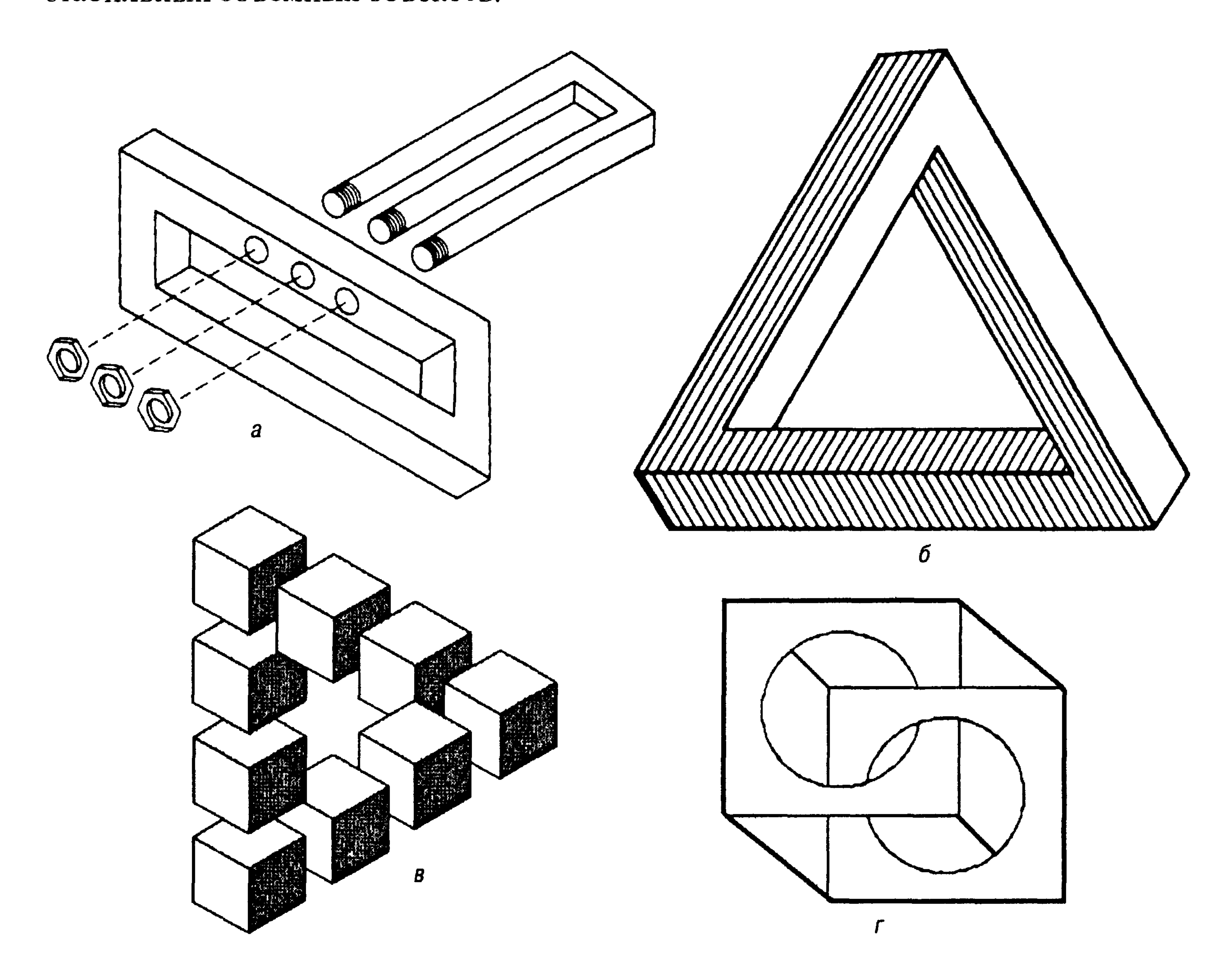


Рис. 10.41. *а* – «невозможная фигура» с тремя зубцами, *трезубец*, или «вилка дьявола». (*Источник: North American Aviation's Skywriter,* February 18, 1966, Braun & Co., Inc.) *б* – «невозможный» треугольник. *в* – вариант «невозможного» треугольника, изображенный на почтовой марке Швеции. Обратите внимание также и на то, что изменение организации «фигура–фон» сделало возможным восприятие расположенной в центре «звезды». *г* – «невозможный» куб Неккера. (*Источник*: Я. Шиффман, 1989 г.)

Это происходит потому, что эти рисунки содержат ряд несовместимых и противоречащих друг другу признаков глубины. Когда же «невозможный» треугольник, изображенный на рис.10.41, *б*, воспринимается как набор отдельных линейных сегментов и углов, они кажутся репрезентативными частями простого трехмерного объекта, находящимися в глубине, или, как сказал Саймон (Simon, 1967), они «локально интерпретируемы» (рис. 10.42). Однако когда объект рассматривается целиком, признаки глубины, свойственные отдельным элементам, вступают в противоречие друг с другом и объект кажется пространственно невозможным. Следовательно, интерпретация признаков глубины, присущих каждому элементу как таковому, не может быть перенесена на весь объект в целом.

Некоторые замечательные графические работы голландского художника Мориса Эшера (Escher, 1971; см. также Teuber, 1974), в которых автор использовал противоречивые признаки глубины, представляют собой восхитительные примеры не существующих в природе трехмерных зрительных образов. Стоит вам только попробовать проследить за направлением движения потока воды на рис. 10.43, как вы сразу же откажетесь от попытки разумного восприятия «невозможной фигуры».

Завершая обсуждение вопроса о пространственных иллюзиях, хотелось бы сказать следующее. В предыдущих главах, так же как и в начале этой главы, посвященной константности восприятия, мы подчеркивали, что в результате эволюции зрительная система приматов получила возможность извлекать полезную, точную пространственную информацию из естественных визуальных образов. Наш подход к иллюзиям ни в коем случае не опровергает этого положения, мы всего лишь несколько преувеличили роль иллюзий, чтобы понять их. Известно огромное количество зрительных иллюзий (в данной главе мы рассказали только о некоторых из них), но, несмотря на свою распространенность, они являются поистине замечательным показателем успеха, достигнутого в ходе эволюции нашей зрительной системой, ибо она все-таки очень редко позволяет вводить себя в заблуждение, результатом которого становится искаженное восприятие пространства.

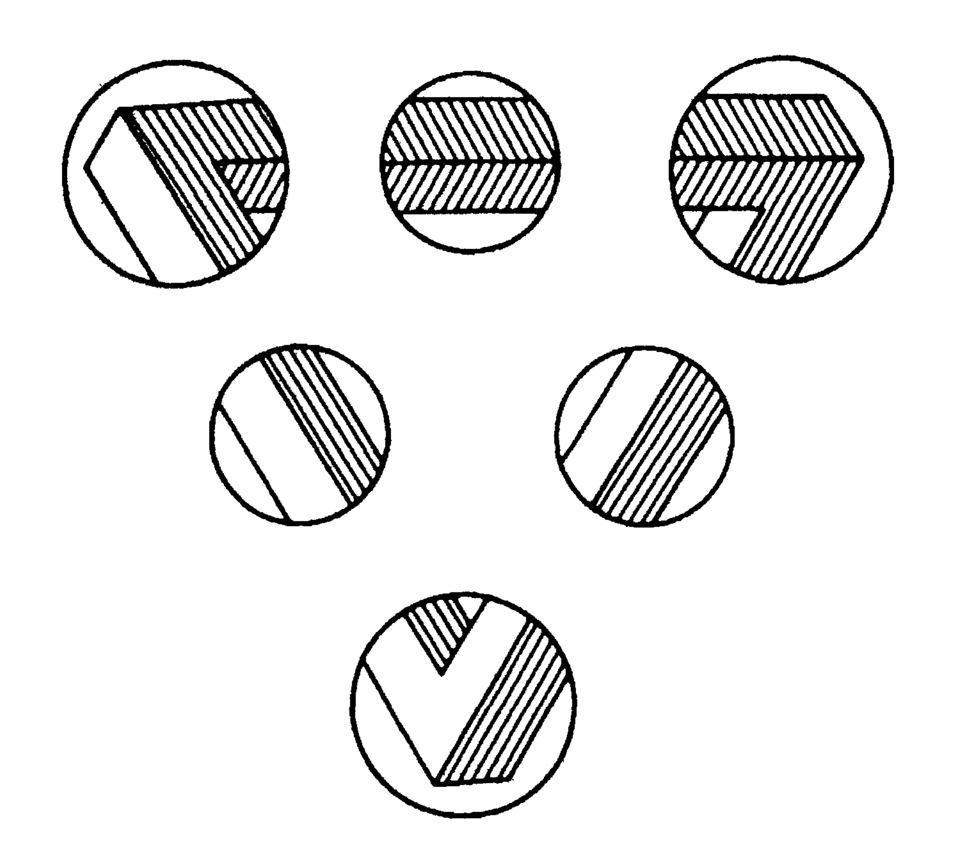


Рис. 10.42. Когда видишь отдельные части «невозможного треугольника», представленного на рис. 10.41, *б*, они воспринимаются как простые изображения углов и линейных сегментов, находящиеся в глубине. Однако когда треугольник рассматривается как единое целое, которое кажется трехмерным объектом, признаки глубины, присущие отдельным элементам, вступают в противоречие друг с другом. (*Источник*: Lindsay & Norman, 1977)

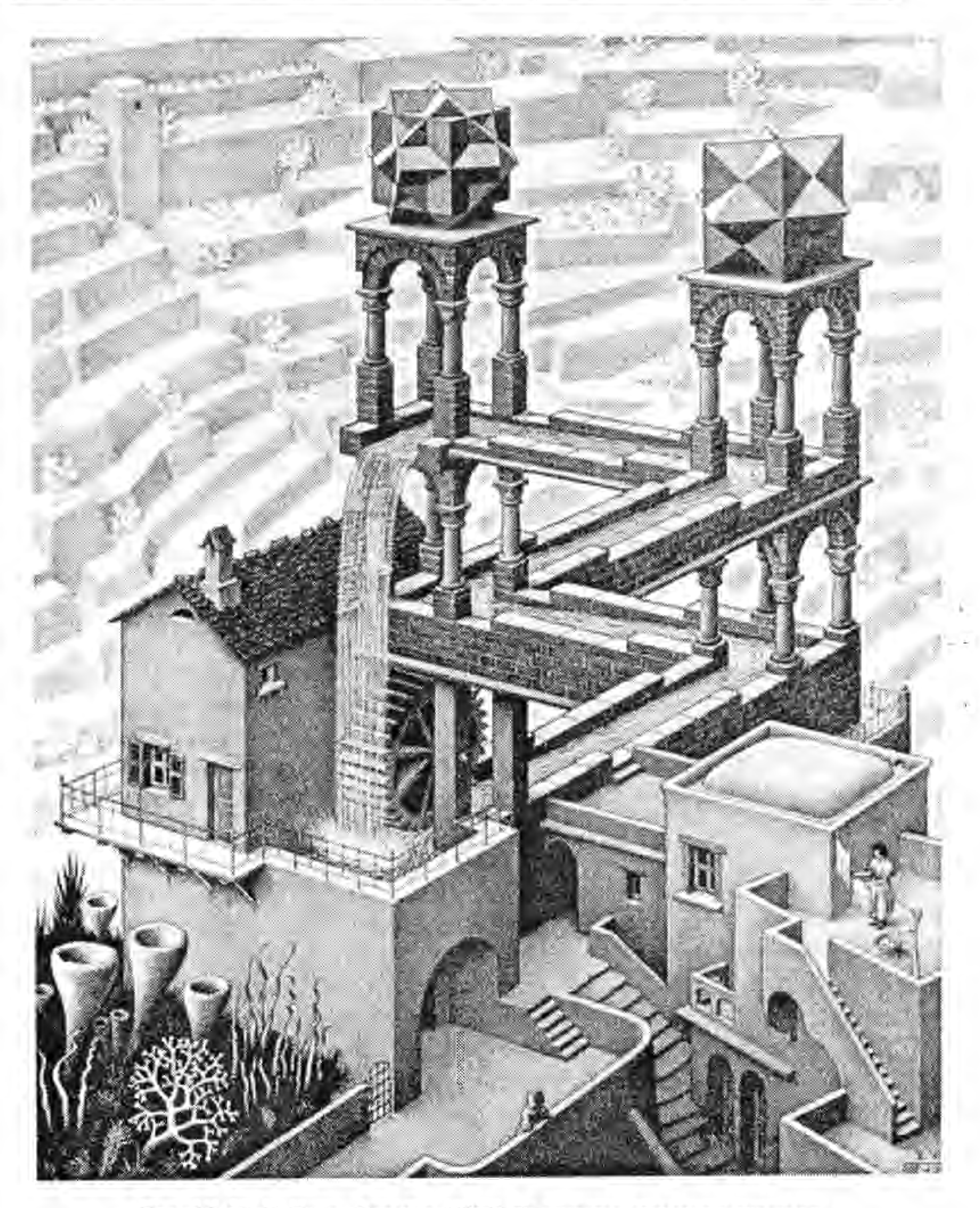


Рис. 10.43. М. Эшер. «Водопад» (1971). По свидетельству самого художника, в эту композицию включен треугольник, изображенный на рис. 10.41, *б*

Выводы

В этой главе мы продолжили обсуждение восприятия пространства, начатое в главе 9, обратив основное внимание на константность восприятия и зрительные иллюзии. В частности, мы рассказали о разных формах константности восприятия.

Константность восприятия светлоты — это тенденция воспринимать светлоту объекта постоянной вопреки изменениям его освещенности. Отчасти константность восприятия светлоты можно объяснить постоянством свойств отражающих поверхностей и объектов, т. е. их альбедо, и зависимостью светимости объектов от светимости фона.

Константность восприятия размера — это тенденция воспринимать размер объектов постоянным вопреки изменениям размера ретинального изображения, которые происходят при изменении расстояния между объектами и наблюдателем. Рассмотрена зависимость константности восприятия размера от признаков глубины и удаленности. Если эти пространственные признаки выражены слабо или отсутствуют, соответственно снижается или пропадает и константность восприятия размера.

Константность восприятия формы — это тенденция воспринимать форму объекта как постоянную даже тогда, когда он рассматривается под разными, порой весьма существенно отличающимися углами зрения. Так же как и константность восприятия размера, константность восприятия формы зависит от объема доступной наблюдателю информации о пространственных признаках и проявляется в той мере, в какой ему доступны сведения об угле наклона объекта и его ориентации.

Остальные разделы главы посвящены зрительным иллюзиям, иллюстрирующим роль пространственных признаков в константности восприятия величины. Обсуждение зрительных иллюзий мы начали с трансакционизма — теории, согласно которой восприятие физического мира индивидуумом преимущественно основано на опыте, который он приобретает, взаимодействуя с окружающей обстановкой. Мы также рассказали о двух иллюзиях Эймса — о «трапециевидном окне» и о «перекошенной комнате», которые имеют непосредственное отношение к этой теории и подчеркивают роль предшествующего опыта человека в зрительном восприятии.

Затем мы описали несколько зрительных иллюзий, каждая из которых безусловно основана на признаках глубины и удаленности и на неверном использовании константности восприятия размера: иллюзию Луны, а также иллюзии Мюллера-Лайера, Понцо и Поггендорфа. Чтобы объяснить эти иллюзии, мы представили читателям некоторые гипотезы относительно механизма восприятия пространства: в частности, применительно к иллюзии Луны мы описали гипотезы, основанные на кажущейся удаленности и относительной величине, а также парадокс удаленности. Для объяснения всех четырех иллюзий был использован общий подход, а именно представление о константности восприятия перспективы, которое основано на предположении о том, что фрагменты фигур, вызывающих зрительные иллюзии, содержат признаки линейной перспективы. Следовательно, перспектива, представленная в плоском изображении, «внушает» наблюдателю определенную кажущуюся удаленность, что, в свою очередь, ошибочно «запускает» механизм константности восприятия размера. В результате благодаря компенсаторной природе механизма этой константности те фрагменты фигуры, вызывающей зрительную иллюзию, которые кажутся зрителю более удаленными, соответственно воспринимаются им и как фрагменты, бóльшие по размеру. Хотя подход, основанный на константности восприятия перспективы, и представляется нам полезным, мы не считаем его ни полностью приемлемым, ни исчерпывающим.

Мы также описали горизонтально-вертикальную иллюзию и некоторые иллюзии контраста. Причиной иллюзий контраста являются эффекты, возникающие вследствие того, что фоновые стимулы оказывают такое влияние на стимулы, которые включены в них, что восприятие последних искажается. Среди описанных нами иллюзий контраста — иллюзии Эббингауза, Ястрова, Вундта, Геринга, Фрейзера и Мюнстерберга, а также иллюзия контраста наклона.

Затем мы рассказали о фигурах, имеющих такие отличительные признаки глубины, которые позволяют двояко толковать их пространственную ориентацию, и пришли к выводу, что перцептивная неоднозначность так называемых обратимых, или мультистабильных, фигур (например, куба Неккера) связана с тем, что присущие им признаки глубины в одинаковой степени благоприятствуют двум или более вариантам восприятия.

Заключая обсуждение вопроса об иллюзиях, мы высказали предположение о том, что многие зрительные иллюзии обусловлены не какой-либо одной причиной, а являются результатом действия нескольких разных причин. Это предположение базируется на том, что зрительные иллюзии могут иметь несколько разных источников, из которых, возможно, наиболее значимыми являются источники двух типов — оптико-ретинальные компоненты и когнитивные компоненты. Оптико-ретинальные компоненты — это анатомические и физиологические свойства глаза и зрительной системы, благоприятствующие иллюзорному восприятию. К результирующим эффектам относятся субъективная кривизна, ретинальное размывание и восприятие зрительной системой определенных пространственных частот. Когнитивные компоненты включают механизм константности восприятия перспективы, внимание, предшествующий опыт индивидуума и научение как результат этого опыта. Впечатление, которое производят на зрителя некоторые классические иллюзии, может быть результатом одновременного воздействия нескольких иллюзорных эффектов, возникающих по разным причинам.

Последний раздел этой главы посвящен краткому описанию так называемых «невозможных» фигур и композиций, каждая из которых является результатом объединения несовместимых признаков глубины. Когда эти отличительные признаки глубины рассматриваются по отдельности, они легко интерпретируются, но когда их рассматривают вместе, чтобы охарактеризовать по глубине трехмерную конфигурацию, последняя воспринимается как противоречащая здравому смыслу.

Ключевые слова

Альбедо
Анизейкония
Гипотеза кажущейся удаленности (гипотеза инвариантности величины и удаленности)
Гипотеза, основанная на конвергенции глаз
Горизонтально-вертикальная иллюзия
Закон Эммерта
Иллюзия Вундта
Иллюзия Геринга
Иллюзия контраста
Иллюзия Луны
Иллюзия Мюллера-Лайера
Иллюзия Мюнстерберга
Иллюзия перекошенной комнаты
Иллюзия Поггендорфа
Иллюзия Понцо

Иллюзия Фрейзера
Иллюзия Эймса
Когнитивные компоненты
Композиции Эшера
Константность восприятия
Константность восприятия размера
Константность восприятия светлоты
Константность восприятия формы
Мультистабильные (обратимые) фигуры
«Невозможные фигуры»
Оптико-ретинальные компоненты
Парадокс удаленности
Параллелограмм Зандера
Субъективная кривизна
Теория константности восприятия перспективы
Трансакционизм
Трапециевидное окно
Эксперимент Холуэя—Боринга
Эффекты рамки (иллюзия Понцо)

Вопросы для проверки усвоения материала

1. В чем суть константности восприятия? В чем ее значение как адаптивного механизма?
2. Что такое константность восприятия светлоты? Отвечая на этот вопрос, используйте такие понятия, как альбедо, и связь между светом, отраженным объектом, и светом, отраженным его фоном.
3. Опишите эксперимент Холуэя—Боринга. Почему он имеет большое значение и важен для объяснения константности восприятия размера? Что такое закон Эммерта? Каким образом он связан с процессами, лежащими в основе константности восприятия размера?
4. Расскажите о константности восприятия формы и о том, каким образом можно доказать ее существование, используя такие знакомые формы, как круг, эллипс, квадрат и трапеция. Расскажите о том, какой вклад в усиление константности восприятия вносят пространственные признаки глубины и удаленности, а также угол наклона объекта и его ориентация в пространстве.
5. Что такое трансакционизм и какой вклад в восприятие пространства вносит эта теория? Объясните иллюзии Эймса (трапециевидное окно и перекошенную комнату), исходя из восприятии пространства, основанного на предшествующем опыте индивидуума и научении, являющемся результатом этого опыта. В какой мере константность восприятия формы и размера участвует в восприятии таких иллюзий, как трапециевидное окно и перекошенная комната?
6. Почему можно сказать, что двухмерные пикторальные признаки благоприятствуют возникновению зрительных иллюзий?
7. Каким образом коррекция кажущейся удаленности может способствовать иллюзиям? Какие из описанных выше известных зрительных иллюзий наиболее подвержены влиянию пикторальных признаков?
8. Как демонстрируется иллюзия Луны? Какую роль в этой иллюзии играют признаки кажущейся удаленности? Каким образом механизм константности может способствовать этой иллюзии? Расскажите и о других гипотезах,

которые также были предложены для объяснения иллюзии Луны, и объясните такое явление, как парадокс удаленности.

9. Каким образом неверный «запуск» механизма константности восприятия размера объясняет иллюзию Мюллера-Лайера? Каким образом теорию константности восприятия перспективы можно использовать для объяснения иллюзии Понцо?
10. Как объясняется иллюзия Поггендорфа? Дайте оценку этому объяснению. В частности, расскажите о том, каким образом элементы фигуры Мюллера-Лайера включены в иллюзию Поггендорфа.
11. Может ли горизонтально-вертикальная иллюзия быть результатом сочетания таких перцептивных эффектов, как удлинение вертикального и укорочение горизонтального сегментов? Если да, то каким образом?
12. Поясните общее положение, согласно которому многие иллюзии определяются не одной какой-либо причиной, а несколькими разными причинами. Какие структурные и когнитивные компоненты, искажающие восприятие, могут быть причиной возникновения иллюзий? В какой мере оптико-ретинальные факторы способствуют возникновению иллюзий? Какое влияние на возникновение иллюзий оказывают такие когнитивные компоненты, как внимание и научение?
13. Объясните на базе адаптации, «утомления» и «восстановления сил» суть перцептивного эффекта обратимых, или мультистабильных, фигур.
14. Что такое «невозможные фигуры» и почему они так названы?
15. Какой вклад в понимание общих закономерностей восприятия пространства вносит изучение зрительных иллюзий?

ГЛАВА 11

Перцептивное развитие

Материал, изложенный в последних 8 главах, свидетельствует о том, что благодаря зрительной системе человек обладает разнообразными возможностями для восприятия пространственных признаков окружающего мира. В этой главе мы обсудим факторы, которые благоприятствуют возникновению и развитию этих способностей. Несмотря на то что о развитии некоторых из них мы уже говорили в предыдущих главах, именно в этой главе данный вопрос будет в центре внимания.

Центральная проблема любого подхода к изучению перцептивной системы человека — происхождение перцептивных способностей, т. е. поиск ответа на вопрос: является ли способность воспринимать пространственные признаки физического мира исключительно результатом опыта и научения или она полностью базируется на врожденных, генетических факторах, предопределенных биологией сенсорных систем. Эта проблема, нередко называемая **«нативизм против эмпиризма»** (или дилеммой «природа или воспитание»), берет свое начало в трудах философов XVII–XVIII вв. и ученых XIX в. Исторически ситуация такова, что нативистский подход, сторонником которого были Декарт, Кант и многие другие философы, исходит из того, что перцептивные способности являются врожденными способностями. В более позднее время несколько измененную нативистскую позицию поддержала также и гештальт-психология, полагавшая, что большая часть организованного восприятия мира определяется врожденными тенденциями и механизмами. Сторонникам нативистского подхода возражали эмпиристы, включая Гоббса, Локка, Беркли и Гельмгольца (см. главу 1), позднее к ним присоединились и трансакционисты, считавшие, что восприятие есть результат процесса научения, в основе которого лежат взаимодействие с окружающим миром и опыт, приобретаемый в ходе этого взаимодействия.

Хотя противоречия между сторонниками нативизма и эмпиризма оказали сильное влияние как на теоретическую, так и на прикладную психологию, они до сих пор не нашли своего разрешения. Большинство современных психологов полагают, что некоторые формы перцептивных способностей и механизмов приобретаются индивидуумом вскоре после рождения, так что есть основания отказаться от представлений об исключительно эмпирическом происхождении перцептивных способностей. Точно так же большинство психологов согласны и с тем, что опыт

играет важную роль в восприятии (т. е. что опыт модифицирует и стабилизирует некоторые генетически унаследованные сенсорные механизмы). Следовательно, сегодня речь идет не о противопоставлении этих двух подходов и не о выборе между ними, а о том что именно — генетика или научение — оказывает на них более заметное влияние. Мы также полагаем, что нет оснований считать эти подходы взаимоисключающими. Как станет ясно из дальнейшего изложения, возможно выявить факторы, контролирующие развитие перцептивных способностей и влияющие на это развитие, а также изучать их, не прибегая к противопоставлению нативизма и эмпиризма.

Несмотря на то что большая часть сказанного в этой главе может быть отнесена ко всем чувствам, основное внимание в ней будет уделено развитию зрительного восприятия, а именно некоторым релевантным вопросам, имеющим принципиальное значение для развития восприятия. Каковы основные перцептивные способности новорожденного? Когда и как они развиваются? От чего зависит их возникновение и нормальное функционирование на протяжении всей жизни?

Развитие сенсорной системы

Сенсорная система новорожденного человека на удивление хорошо развита. Установлено, что уже после 24 недель внутриутробного развития органы зрения эмбриона сформированы настолько, что его глаза способны совершать определенные движения; кроме того, наблюдается реакция вздрагивания-смаргивания, как это бывает при испуге (Brinholz, 1981; Brinholz & Benecerraf, 1983). Роговица и хрусталик способны проецировать изображение на сетчатку, которая тоже вполне сформировалась. Что же касается более высоких уровней зрительной системы, то такие структуры, как латеральное коленчатое ядро (ЛКЯ), нервные окончания, связывающие его с корой головного мозга, и сама кора, формируются настолько быстро, что за 6–8 недель до появления ребенка на свет уровень их анатомического развития достаточно высок (Banks & Salapatek, 1983). Кроме того, изучение новорожденных котят и обезьян показало, что их нейроны способны выполнять многие из тех функций, которые свойственны нейронам взрослых особей. Например, как и рецептивные поля кортикальных клеток взрослых представителей этих видов, рецептивные поля кортикальных клеток новорожденных животных активно реагировали на стимуляцию определенных участков сетчатки световыми лучами, ориентированными определенным образом.

На развитие зрительной системы заметное влияние оказывает и внешнее воздействие. На ранних стадиях жизни животного развитие сенсонейронных структур (например, палочек и колбочек) и перцептивных процессов (например, монокулярного и бинокулярного зрения) легко поддается изменению, а ненормальные условия ви́дения или искусственные ограничения зрения способны привести к необратимыми последствиям (Harwerth et al., 1986). То же самое может быть сказано и о кортикальных нейронах и нейронных связях в мозге (Catalano & Shatz, 1998; Crair et al., 1998; Merzenich, 2000; Sharma et al., 2000). Изменения сенсонейронной системы, вызванные зрительной депривацией или избирательным визуальным стимулированием, позволяют предположить, что развитие и поддержание

нормального функционирования зрительной системы возможно только при сочетании генетических факторов и опыта.

Мы начнем с обсуждения некоторых доказательств того, что определенные формы визуальной депривации и селективной визуальной стимуляции, в которой представлены преимущественно стимулы одного вида, могут влиять на организацию зрительной коры.

Влияние визуальной депривации на кору головного мозга

Свидетельства в пользу существования сложной взаимосвязи между генетическими факторами и опытом, определяющими возникновение, формирование и нормальное функционирование некоторых перцептивных способностей, получены в результате пионерского исследования Хьюбела и Визела (Hubel & Wiesel, 1963). Например, они установили, что нормальное функционирование врожденного механизма, лежащего в основе зрительного восприятия движения, невозможно, если индивидуум лишен опыта нормальной стимуляции. Кортикальные клетки котят, которых продержали в темноте два месяца, обычно реагирующие на визуальное движение, оказались неактивными. Отсутствие нейронной реакции вследствие продолжительной световой депривации является доказательством того, что для поддержания на должном уровне преимущественно врожденной способности необходим специфический визуальный опыт (Crair et al., 1998; Katz & Shatz, 1998; Catalano & Shatz, 1998). Нейроны зрительной коры животных, которых с момента рождения долго держали в темноте, полностью лишив их органы зрения какой бы то ни было стимуляции, не реагировали ни на какое раздражение. Понятно, что у животных, зрительная система которых сразу же после их появления на свет на длительный срок лишается нормальной стимуляции светом, в дальнейшем возникают серьезные проблемы со зрением.

Монокулярная депривация. Многие нейроны зрительной коры млекопитающих бинокулярны, т. е. потенциалы действия возникают в них как в результате стимуляции обоих глаз, так и в результате стимуляции одного глаза. Однако если возможности зрительной системы ограничиваются только монокулярным зрением, ситуация изменяется. Искусственное ограничение возможностей зрительной системы одним лишь монокулярным зрением называется **монокулярной депривацией**. Нейрофизиологические последствия монокулярной депривации установить труднее, чем последствия полной световой депривации. В качестве примера рассмотрим условия, при которых котенок с момента рождения подвергается монокулярной депривации, т. е. имеет возможность видеть только одним глазом. Если спустя какое-то время протестировать его, то окажется, что в большинстве нейронов его зрительной коры потенциалы действия возникают только тогда, когда стимулируется нормальный глаз, т. е. тот глаз, которым котенок все это время пользовался. Полная потеря активности теми нейронами, которые в нормальных условиях возбуждаются в результате одновременной стимуляции обоих глаз, явилась результатом монокулярной депривации (LeVay, Wiesel & Hubel, 1980; Wiesel & Hubel, 1963). Последствия потери бинокулярных нейронов для восприятия животным мира весьма существенны. Например, обезьяны, лишившиеся вследствие монокулярной депривации большинства своих бинокулярных нейронов, почти полностью

утрачивают способность использовать бинокулярную диспарантность для восприятия глубины (Crawford et al., 1984).

Критические периоды. Физиологические последствия монокулярной депривации зависят от того, когда она началась. Что касается котят, то на них заметное влияние оказывает монокулярная депривация, начавшаяся, когда им было от 3 недель до 3–4 месяцев от роду. Однако для повзрослевших котят даже более продолжительные периоды монокулярной депривации проходят бесследно — кортикальная активность не изменяется. Это позволяет сделать вывод о существовании **критического периода**, т. е. особого периода развития, когда монокулярная депривация оказывает наиболее сильное влияние на становление нормального бинокулярного зрения. По завершении этого периода монокулярная депривация уже мало сказывается на его развитии. Критический период для кошек длится от 3 до 4 месяцев, что же касается человека, то критический период некоторых его зрительных способностей может продолжаться от 4 до 5 лет.

Существенно ограничить кортикальную активность способна не только продолжительная депривация. Если депривация совпадает по времени с критическим периодом, некоторым видам животных, например кошкам, для значительного снижения активности кортикальных нейронов достаточно и весьма непродолжительной, например однодневной, депривации (Freeman et al., 1981; Olson & Freeman, 1975). Теперь мы рассмотрим вопрос о влиянии на развитие зрительной системы селективного стимулирования.

Последствия селективной стимуляции зрительной системы животных

Если лишение одного или обоих глаз *всей* нормальной зрительной стимуляции оказывает разрушительное воздействие на кортикальные нейроны, то как же может сказаться на них содержание детенышей животных в условиях, при которых нормальная зрительная стимуляции полностью заменена *специфическими формами* стимуляции? Приблизиться к решению этой проблемы помогли исследования, в ходе которых зрительная система котят подвергалась воздействию только стимулов одного вида — определенным образом ориентированными линиями (Hirsch & Spinelli, 1970). Первые 10–12 недель жизни котята провели в специальных масках, лишивших их нормальной визуальной стимуляции: один глаз видел только три черные горизонтальные линии на белом фоне, а второй — три черные вертикальные линии на таком же белом фоне (см. также Muir & Mitchell., 1973). По окончании эксперимента исследователи изучали активность кортикальных нейронов котят и определяли, какой из способов стимуляции вызывает наибольшую активность каждого нейрона. В отличие от активности кортикальных нейронов нормальных котят, которые реагировали на все варианты ориентации стимулов, включая и их диагональное расположение, активность кортикальных нейронов экспериментальных животных кардинально изменилась: они возбуждались только под влиянием либо горизонтально, либо вертикально расположенных стимулов и продемонстрировали недостаточную активность при стимуляции наклонными или диагональными раздражителями. Более того, кортикальные нейроны, активируемые горизонтальными стимулами, возбуждались только в результате стимуляции

того глаза, который во время ношения маски видел горизонтальные линии. Напротив, нейроны, в которых потенциалы действия возникают под влиянием вертикальных стимулов, активировались *только* при стимуляции того глаза, который во время ношения маски видел вертикальные линии. Авторы так сформулировали вывод, к которому пришли на основании проведенного исследования:

> Изменение реакции кортикальных нейронов на пространственную ориентацию стимулов, обнаруженное нами в результате таких экспериментальных условий, при которых котенку одновременно предъявлялись два разных стимула, свидетельствует о том, что внешняя стимуляция способна селективно и предсказуемо изменить функционирование нейронных связей (р. 871).

То, что селективная депривация изменяет кортикальную организацию, подтверждают и результаты исследований, проведенных при других условиях депривации (Blakemore & Cooper, 1970). Двухнедельных котят поодиночке помещали в специальную цилиндрическую камеру, боковая поверхность которой была покрыта горизонтальными или вертикальными полосами, а низ и верх были зеркальными, что создавало иллюзию бесконечного стимульного паттерна (рис. 11.1).

Ежедневно котята проводили в цилиндрической камере по 5 часов, а остальное время пребывали в темноте. Спустя приблизительно пять месяцев их зрение было протестировано на восприятие стимульного материала, содержащего линии с разными углами наклона. Оказалось, что котята не видят ничего, кроме стимулов, ориентированных точно так же, как и полосы на поверхности камеры. Они реагировали только на такую ориентацию стимулов, к которой они привыкли во время эксперимента: котята, которых держали в цилиндрической камере с горизонтальными полосами на боковой поверхности, реагировали только на горизонтально ориентированные стимулы, а котята, которых держали в цилиндрической камере с вертикальными полосами на боковой поверхности, — только на вертикальные стимулы. Так, с черной палкой, которую держали горизонтально, попыталась поиграть только кошка, зрительный опыт которой был ограничен черными горизонтальными полосами; кошка, имевшая лишь «вертикальный опыт», проигнорировала ее. Когда палку внезапно повернули на 90°, кошки поменялись ролями: теперь уже с ней пыталась играть та, которая выросла в окружении черных вертикальных полос, а другая не обращала на палку никакого внимания.

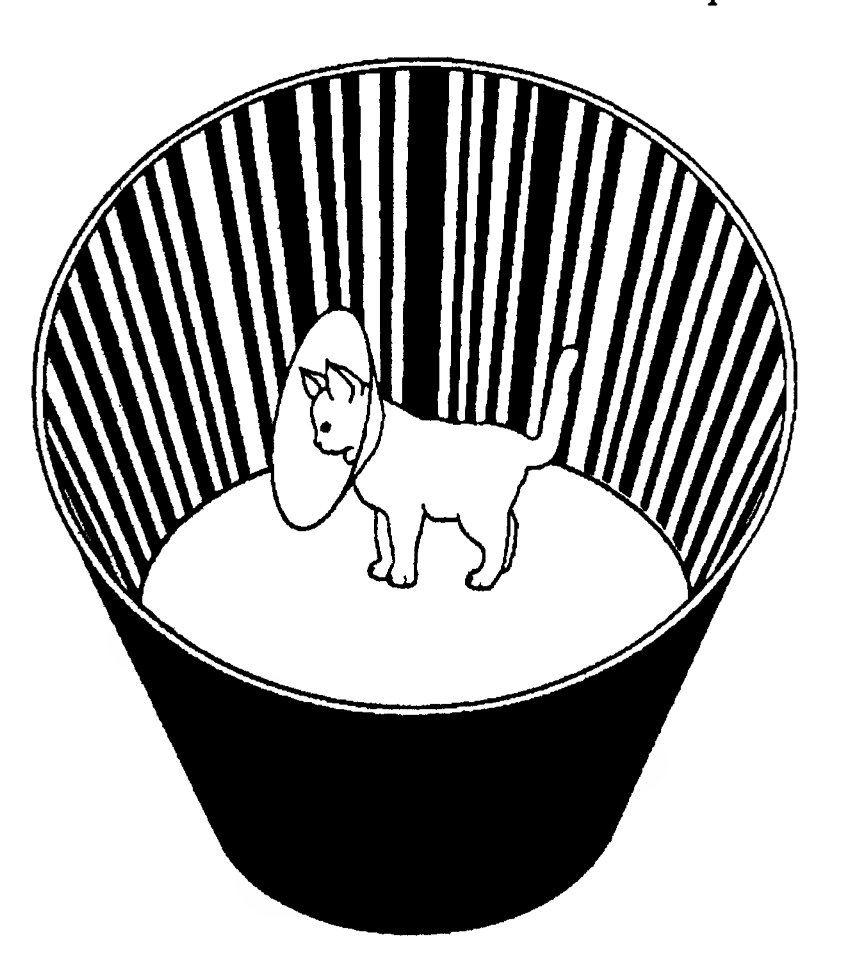


Рис. 11.1. Цилиндрическая камера, боковая поверхность которой покрыта вертикальными полосами. (*Источник*: Blakemore & Cooper, 1970)

Кортикальные клетки кошек продемонстрировали точно такую же ориентационную избирательность, как и сами животные: кортикальные нейроны кошки, зрительный опыт которой был огра-

ничен только горизонтальными полосами, реагировали только на стимуляцию горизонтально ориентированными раздражителями. Искусственное ограничение возможностей зрительной системы и ее стимуляция только раздражителями с определенной пространственной ориентацией — горизонтальной или вертикальной — сыграло роль своего рода **«средовой хирургии»**. Оно, это вмешательство, в период искусственного ограничения зрительного опыта систематически исключало «из употребления» способность глаза реагировать на все возможные пространственные ориентации, кроме одной. Селективная визуальная депривация изменила зрительную систему без всякого физического вмешательства.

Необратимые изменения кортикальных нейронов, явившиеся результатом исключения возможности видеть горизонтальные или вертикальные стимулы, послужили толчком к проведению многочисленных исследований, в ходе которых животные были лишены возможности воспринимать различные отличительные признаки стимулов. Обобщение результатов этих исследований позволяет утверждать, что ранний избирательный визуальный опыт препятствует нормальному развитию кортикальных нейронов и искажает его: клетки наиболее активно реагируют на те отличительные признаки стимулов, к которым они «приучены».

В качестве последнего примера обсудим следующий необычный эксперимент, свидетельствующий о том, что ранний специфический зрительный опыт влияет на развитие рецептивных полей. Котят помещали в некое подобие планетария, под купол с точечными источниками света без каких-либо прямолинейных контуров (Pettigrew & Freeman, 1973). Когда в дальнейшем зрение этих котят было протестировано, оказалось, что их кортикальные нейроны чрезвычайно активны только к точечному свету и совершенно не реагируют на линейные стимулы.

Для развития коры головного мозга решающее значение имеет сочетание врожденных нейронных факторов и опыта. Зрительная система новорожденного, судя по всему, способна реагировать на многие аспекты визуального паттерна, в частности на пространственную ориентацию стимулов. Однако для поддержания этих способностей и создания условий для нормального развития центральной нервной системы чрезвычайно важен зрительный опыт со специфическими отличительными признаками стимулов. Без надлежащего зрительного опыта или при искусственном его ограничении в критические для развития периоды каким-то одним определенным видом стимуляции эти способности развиваются аномально или вовсе не развиваются.

Влияние селективной стимуляции на человека

Познакомившись с описанными выше результатами исследований, читатель вправе спросить: можно ли повлиять на функционирование нейронов коры головного мозга человека, если в раннем возрасте поместить его в условия аномальной визуальной стимуляции (Freeman et al., 1972; Freeman & Thibos, 1973)? Излишне говорить, что о проведении с новорожденными детьми таких же исследований, как с котятами, не может быть и речи. Однако исходя из анализа перцептивных последствий раннего аномального визуального опыта, являющегося следствием некоторых дефектов глаз и во многом аналогичного визуальному опыту описанных выше котят, вполне можно дать обоснованный утвердительный ответ. Ниже будут представлены некоторые доказательства его правомочности.

Меридиональная амблиопия. Не исключено, что некоторые формы такой аномалии зрения взрослых, как *астигматизм*, являются результатом не устраненного своевременно раннего дефекта роговицы. Как уже отмечалось в главе 3, астигматизм — это искажение изображения оптической системой глаза, причиной которого является отклонение формы роговицы от сферической. Люди, страдающие астигматизмом, видят определенным образом направленные линейные элементы (как правило, горизонтальные или вертикальные) более отчетливо, нежели линейные элементы, которые ориентированы по-другому. Форма астигматизма, которой страдают некоторые дети старшего возраста и взрослые и которая проявляется в необратимой (т. е. не поддающейся коррекции) пониженной остроте зрения по отношению к определенным образом ориентированным контурам, называется **меридиональной амблиопией**. (Нередко эту форму астигматизма называют также астигматической, или *аметропической, амблиопией*; известно много форм *амблиопии*, а сам этот термин — *amblyopia* — в переводе с греческого означает «ослабленный глаз».)

Почему астигматизм (или пониженное зрительное восприятие определенной пространственной ориентации) детей старшего возраста и взрослых *не поддается* оптической коррекции? Общепризнанно, что эта форма утраты остроты зрения — центрального происхождения. В раннем возрасте, в критический для развития зрительной системы период, вызванное астигматизмом размывание сетчаточного образа (*blurring*) повлияло на формирование нейронных связей и привело к необратимым изменениям мозга (Freeman et al., 1972). Более конкретно эта мысль может быть выражена следующим образом: влияние раннего астигматизма на нейроны мозга в зрелом возрасте проявляется в виде дефицита кортикальных нейронов, способных реагировать на астигматическую ориентацию. А это значит, что нормальное восприятие стимулов, ориентированных так же, как и стимулы, «размывавшиеся» вследствие раннего астигматизма, невозможно, хотя все остальные стимулы воспринимаются вполне отчетливо. Зрительная система взрослого человека, нормальное развитие которой нарушено ранним астигматизмом, не поддается оптической коррекции, и дефицит кортикальных нейронов не компенсируется, поскольку источником проблемы является мозг, а не оптика глаза (Annis & Frost, 1973; Mitchell, 1980). Аргументы в пользу того, что ранний астигматизм способен необратимо изменить нейронные связи в мозге, следующим образом обобщены в одной из публикаций, уже упоминавшихся нами выше:

> Предположим, что ретинальное изображение развивающейся зрительной системы страдает от астигматизма, который вызывает сильное «размывание» только его горизонтальных, но не вертикальных фрагментов. Зрительная кора может приспособиться к такому «зашумленному» сигналу, поступающему от сетчатки, «настроившись» на четко спроецированные вертикальные отличительные признаки. Логическим завершением кортикальной адаптации станет [неравномерное] развитие нейронных связей, участвующих в обработке этого сигнала. Следствием подобного неравноценного развития будет понижение «разрешающей способности» зрительной системы по отношению к горизонтальным фрагментам ретинального изображения (Freeman et al., 1972, p 1385).

В пользу существования причинно-следственной связи между ранним астигматизмом и меридиональной амблиопией свидетельствуют некоторые результаты

изучения зрения детей. По данным Джейн Гвиазды и ее коллег, существует не вызывающая сомнений корреляция между младенческим астигматизмом и меридиональной амблиопией детей в возрасте от 8 до 9 лет (Gwiazda et al., 1986, 1989). Исходя из этого авторы полагают, что «размывание» ретинального изображения вследствие раннего астигматизма (т. е. астигматизма, проявившегося в критическом возрасте от 6 месяцев до 2 лет) может быть одной из причин появляющейся в дальнейшем амблиопии.

Амблиопия, вызванная стимульной депривацией. В возникновении одной из самых распространенных форм амблиопии — **амблиопии, вызванной стимульной депривацией**, определенную роль может играть недостаток раннего визуального опыта в критический для формирования зрительной системы период (Hubel, 1988). Амблиопия стимульной депривации, также называемая *амблиопией вследствие анопсии*, или *анопсиогенной амблиопией*, проявляется в значительном и необратимом снижении остроты зрения одного глаза. Этой формой амблиопии страдают люди, которые в младенчестве или в раннем детстве по какой-либо причине — вследствие травмы или хирургической операции — были лишены возможности использовать нормальное бинокулярное зрение, что дает основание считать ее следствием визуальной депривации в критический период. Как и у описанных выше котят, которые в течение длительного времени пользовались только одним глазом, у людей, страдающих амблиопией вследствие стимульной депривации, кортикальные клетки, связанные с лишенным нормальной стимуляции глазом, перестают функционировать нормально. Доказательства, полученные в опытах на животных, подтверждают правильность этого предположения. Эггерс и Блэйкмор искусственно вызывали амблиопию у котят, надевая им на один глаз искажающие зрительное восприятие, сильные линзы (Eggers & Blakemore, 1978). По истечении 2–4 месяцев, когда эксперимент завершился, оказалось, что кортикальные нейроны котят, связанные с нормальными глазами, несравненно более активны, чем нейроны «дефокусированных» глаз. Подобная искусственно вызванная амблиопия приостановила нормальное развитие кортикальных нейронов (см. также Thomas, Mohindra & Held, 1979).

Страбизм (косоглазие). Стереослепота, о которой речь шла в главе 9, теснейшим образом связана с определенными аномалиями зрения, имевшими место в раннем детстве. Наиболее распространенной детской зрительной аномалией, препятствующей нормальному развитию стереоскопического зрения, является **косоглазие, или страбизм** (*strabism*, что в дословном переводе с греческого означает «смотреть косо»), — неспособность координировать движения обоих глаз. (По своей сути косоглазие представляет собой одну из форм амблиопии и поэтому называется также и амблиопией вследствие страбизма.) Этот дефект проявляется в неспособности скоординировать движения тех окуломоторных мышц, которые обычно фиксируют оба глаза на одном объекте. Косоглазие проявляется по-разному: при направлении одного глаза на обозреваемый объект другой глаз отклоняется в сторону носа (эзотропическое, или сходящееся, косоглазие) или в сторону виска (экзотропическое, или расходящееся, косоглазие). В обоих случаях взгляд направлен в разные стороны, в результате чего на двух сетчатках образуются разные изображения.

Страдающие косоглазием люди не могут зафиксировать оба глаза на одном и том же объекте. Это приводит к тому, что мозг получает от глаз противоречащие друг другу сигналы и возникает двойное изображение, или *диплопия*. Однако детская диплопия, как правило, — редкое явление. Обычно дети выходят из положения таким образом, что используют глаза поочередно: сначала смотрят одним глазом, а затем — вторым. Однако очень скоро зрительная система ребенка начинает отдавать предпочтение одному глазу и полностью отказывается от использования второго глаза. «Отвергнутый» глаз функционально деградирует, и утрачивается бинокулярная стимуляция. Более того, отсутствие нормальной бинокулярной стимуляции приводит к утрате тех кортикальных нейронов, которые возбуждаются под действием бинокулярных сигналов (т. е. тех нейронов, которые наиболее активно реагируют на стимуляцию обоих глаз одним и тем же раздражителем). С течением времени восприятие мира людьми, страдающими косоглазием, во многом становится таким, словно они обладают только монокулярным зрением. Именно поэтому можно сказать, что раннее косоглазие является причиной одной из форм амблиопии вследствие анопсии (см. Shors et al., 1992). Все перечисленные выше последствия косоглазия — диплопия, аномальная фиксация взгляда или подавление зрительной функции одного глаза — исключают возможность извлечения той информации, которую дает бинокулярная диспарантность, и, как правило, стереоскопическое зрение не развивается.

Причина косоглазия неизвестна. Если его не устранить хирургическим путем в раннем детстве (до 4–5 лет), критический дефицит опыта бинокулярного зрения у ребенка в дальнейшем может привести к необратимой стереослепоте. Следовательно, нейрофизиологической основой стереослепоты является утрата вследствие раннего неустраненного косоглазия кортикальных нейронов, активируемых сигналами, поступающими одновременно от двух глаз (Crawford et al., 1984; Mitchell, 1978; Mitchell & Ware, 1974).

Экспериментально доказано существование периода, критического для формирования и развития кортикальных нейронов, активируемых сигналами от обоих глаз. Этот процесс начинается рано, на первом году жизни (ребенка), наиболее активно протекает у 2-летних детей и после достижения ими 4-летнего возраста постепенно затухает (Banks, Aslin & Letson, 1975; Hohmann & Greutzfeldt, 1975). А это значит, что отсрочка коррекции косоглазия, автоматически создающая дефицит опыта бинокулярного зрения в критический период, вызывает значительное уменьшение количества таких нейронов. Так, даже если косоглазие и устранено хирургическим путем в более старшем детском возрасте или во взрослом состоянии и глаза начинают функционировать нормально, кортикальные бинокулярные клетки, утраченные вследствие косоглазия в критический период, не восстанавливаются и человек лишается стереоскопического зрения (Hubel, 1988).

Последствия восстановления зрения и их влияние на человека

Световая депривация и селективная стимуляция оказывают сильное влияние на развитие восприятия, поскольку заметно нарушают нормальное взаимодействие генетических и средовых факторов. Однако возникает вопрос: в какой мере восприятие окружающего мира человеком зависит от его опыта? Хотя не может быть

и речи о том, чтобы проводить с людьми эксперименты, связанные с жесткими ограничениями визуального опыта, имеются некоторые клинические данные, проливающие свет на эту проблему. Мы имеем в виду случаи **восстановленного зрения**, а именно такие ситуации, когда слепые от рождения люди (вследствие таких врожденных дефектов глаз, как, например, **катаракты**, помутнение хрусталиков, приводящее к тому, что человек не видит ничего, кроме неотчетливых световых пятен; более подробно об этом будет сказано ниже) благодаря хирургическому вмешательству получили возможность видеть (Gregory & Wallace, 1963; Gregory, 1974; Sacks, 1993, 1995; Senden, 1960).

Начиная с 1728 г., когда появилось первое научное сообщение о последствиях восстановления зрения, проведено немало успешных операций (более подробно см. Pastore, 1971). Как правило, люди, которые получили возможность видеть лишь в зрелом возрасте, на первых порах видят не так уж и много. Они воспринимают окрашенные целостные формы на некоем фоне, т. е. воспринимают цвет и сочетание фигура–фон, и могут зафиксировать взгляд на движущемся объекте и следить за ним; кроме того, они также способны к сквозному, беглому визуальному обследованию пространства. Хотя прозревшие люди и отличают одни объекты от других, поначалу они испытывают трудности с идентификацией и распознаванием какого-либо конкретного объекта как представителя определенного класса объектов (Hebb, 1949; London, 1960; Senden, 1960).

Некоторое представление о том, что такое восстановленное зрение, можно составить с помощью клинического отчета Грегори и Уоллеса (Gregory & Wallace, 1963; Gegory, 1974, 1977). Пациенту — будем называть его С. Б. — 52-летнему мужчине, слепому с 10-месячного возраста, была успешно сделана операция пересадки роговицы. Когда послеоперационная повязка была снята, мир предстал перед ним не в виде отдельных объектов, а в виде расплывающихся пятен. Однако уже через несколько дней его зрительная система начала функционировать. Он мог ходить по больничным коридорам, не прибегая к помощи осязания, определять время по большим настенным часам и — по-видимому, благодаря знакомству с азбукой Брайля — мог читать крупные буквы заголовков. Возможности его зрительной системы быстро расширялись, и по прошествии нескольких месяцев С. Б. узнавал лица друзей и без труда называл знакомые объекты.

Однако восприятие глубины и удаленности давалось ему с трудом. Вот что пишет по этому поводу сам Грегори:

> Мы обнаружили, что у него своеобразное восприятие расстояния.. Он думал, что мог бы коснуться ладонями земли под окном, хотя на самом деле расстояние от окна до земли было по меньшей мере в десять раз больше его собственного роста (Gregory, 1977, p 195)

Кроме того, у С. Б. были проблемы с *пикторальным восприятием*: он не понимал смысла журнальных иллюстраций. Судя по всему, ему не хватало *константности восприятия* (Gregory, 1974). Интересно отметить, что он был относительно невосприимчив к некоторым геометрическим иллюзиям с кажущимися признаками глубины. Например, он не испытывал ни обратимости таких фигур с двойственным восприятием глубины, как куб Неккера или лестница Шредера (см. главу 10),

ни того обычного эффекта, который вызывает у всех иллюзия Поггендорфа. Более того, версия иллюзии Понцо почти не произвела на него никакого впечатления, а в том случае, когда он действительно ощутил воздействие иллюзии — речь идет об иллюзии Мюллера-Лайера, — его ошибка была значительно меньше ошибки, которую допускает обычный испытуемый. Разумеется, шкалирование кажущегося пространства не является обязательным составным элементом всех этих иллюзий; интересно другое: С. Б. не только ощущал обратимость таких мультистабильных фигур, как куб Неккера, признаки глубины которых могут восприниматься двояко, но вообще не видел в них никаких признаков глубины. Согласно Грегори, навыки визуального восприятия пространства у С. Б. оказались настолько подавленными, что он так никогда и не понял самого понятия «глубина» (Gregory, 1974).

Более поздние по времени клинические наблюдения невролога Оливера Закса над восстановленным зрением 50-летнего мужчины подтверждают данные Грегори (Sacks, 1993, 1995). Пациент, конечно же, мог распознавать и идентифицировать многие объекты, но сейчас нас больше интересует то, что он плохо воспринимал удаленность, и то, что у него, судя по всему, полностью отсутствовала константность восприятия и пикторальное восприятие, т. е. то, что его состояние было аналогично состоянию больного С. Б., описанного Грегори и Уоллесом (Gregory & Wallace, 1963). Сакс сообщает о том, что его пациент не понимал как смысла объектов, изображенных на двухмерных фотографиях, так и смысла того, что происходило на экране телевизора во время демонстрации фильма. Он воспринимал изображения как простое сочетание световых полос, цветовых пятен и движений.

Двумя визуальными объектами, создавшими пациенту Закса особые проблемы, — разумеется, из-за того, что у него практически отсутствовали навыки восприятия пространства, — были тени и лестницы. Закс следующим образом описывает трудности, которые испытывал его пациент:

> ...иногда его приводила в смятение собственная тень, сама идея появления теней и загораживания света разными объектами не укладывалась у него в голове, и, увидев тень, он либо останавливался, либо поворачивал обратно, либо пытался перешагнуть через нее. Особенно же он пугался ступеней, ибо то, что он видел — плоская поверхность с параллельными и пересекающимися линиями, — казалось ему какой-то путаницей: он не воспринимал ступени (хотя и знал, что это такое) как устойчивые пространственные объекты, по которым можно подниматься вверх и спускаться вниз (Sacks, 1993, p. 63).

Располагая данными Грегори и Уоллеса и результатами наблюдений Закса, согласно которым у их пациентов были явные проблемы как с восприятием пространства, так и с константностью восприятия, трудно побороть соблазн и не высказать следующего предположения: развитие способности к константности восприятия, а возможно, и к восприятию пространства, как правило, требует научения или по меньшей мере возможности приобретать опыт взаимодействия с «пространственными ситуациями» в раннем детстве.

Однако мы не можем сравнивать между собой поведение «визуально неопытных», но в остальном вполне зрелых взрослых людей с поведением совершенно неопытных младенцев. Слепой взрослый человек, вооруженный знаниями, полученными с помощью других органов чувств, совсем не похож на наивного младен-

ца. Кроме того, как уже отмечалось выше, определенные потери или реорганизации на нейронном уровне могут происходить у взрослых вследствие имевшего место в детстве серьезного нарушения нормальной стимуляции зрительной системы, так что отсутствие некоторых перцептивных способностей (например, константности восприятия величины) нельзя объяснить одним лишь отсутствием соответствующего опыта. Следовательно, хотя результаты клинического изучения последствий восстановления зрения, безусловно, представляют большой интерес, могут пролить свет на ту роль, которую играют опыт и научение в овладении такой впервые обретенной сенсорной способностью, как зрение, сами по себе они не позволяют сделать никаких однозначных выводов (Wertheimer, 1951).

Восприятие у новорожденных

Точка зрения классиков эмпиризма заключается в том, что новорожденные младенцы не видят ничего, кроме сплошного тумана, и что их визуальный мир, выражаясь словами известного психолога XIX в. Уильяма Джемса, «пестрая мешанина цветов и звуков» (James, 1890, р. 488). Однако, как мы вскоре увидим, есть немало доказательств того, что это определение не соответствует действительности. В данном разделе мы продолжим и углубим рассмотрение вопроса о том, как младенцы воспринимают мир, обратив основное внимание на некоторые способности и механизмы, которые проявляются («приводятся в действии») даже при минимальном зрительном опыте.

Неопровержимые доказательства того, что новорожденный ребенок способен перцептивно реагировать на окружающую обстановку, получены в результате изучения способности к восприятию пространства младенцем, проведенного через три минуты после его появления на свет (Wertheimer, 1961). Девочка лежала на спине, а игрушечный «сверчок» пощелкивал то возле ее правого уха, то возле левого. Перцептивная реакция новорожденной заключалась в том, что ее глаза поворачивались либо направо, либо налево, либо оставались в покое. В большинстве случаев, когда девочка реагировала на звук движением глаз, она поворачивала их в ту сторону, откуда доносилось щелканье. Когда эксперимент завершился, ей было всего лишь 10 минут от роду! Результаты этого опыта свидетельствуют о том, что стимуляция, содержащая аудиальные признаки пространства, — определенным образом направленные звуковые сигналы — способна управлять поведением новорожденного младенца, не имеющего никакого практического опыта. Следовательно, можно утверждать, что едва появившийся на свет младенец обладает врожденной формой некой базовой способности к локализации звуков. То, что определенные движения глаз совершались в ответ на звуковые сигналы, свидетельствует также и о существовании врожденной координации между аудиальным и визуальным пространствами. Мы еще вернемся к этому вопросу при обсуждении поведения младенцев более старшего возраста. Но сначала поговорим о способности младенцев справляться с более принципиальными задачами, такими, например, как беглое обследование визуального пространства (*scanning*) и фиксация взгляда на определенных участках поля зрения.

Фиксация взгляда и беглый осмотр визуального пространства (*scanning*)

При изучении восприятия пространства младенцами важнейшее значение имеет выявление их зрительных предпочтений, т. е. определение тех отличительных признаков визуальных стимулов, которые в первую очередь привлекают их внимание. Рассматривают ли младенцы одни фрагменты фигуры дольше, чем другие? На чем они фиксируют свой взгляд и что рассматривают — отдельные части фигуры или всю фигуру целиком? Результаты изучения связи между особенностями отличительных признаков фигуры и фиксацией взгляда младенцев изложены в (Salapatek & Kessen, 1966; Kessen, 1967). Как следует из рис. 11.2, авторы демонстрировали нескольким 4-недельным младенцам черный равносторонний треугольник на белом фоне и по регистрируемым движениям их глаз судили о том, насколько активно они рассматривают его и фиксируют свой взгляд.

Оказалось, что младенцы не просто фиксируют, а концентрируют взгляд на внешних контурах треугольника, и прежде всего на его вершинах. Пример записи, представленный на рис. 11.3, показывает, что 4-недельные младенцы демонстрируют тенденцию к фиксации взгляда на одной из вершин, что же касается сторон треугольника, то взгляд младенцев только скользил по ним.

То, что тенденция фиксировать взгляд на какой-то одной определенной части фигуры присуща всем младенцам и имеет общий характер, нашло свое подтверждение в экспериментах с другими геометрическими фигурами (Salapatek, 1969; Salapatek & Kessen, 1973) и с лицами людей (Maurer & Salapatek, 1976).

Имеет ли тенденция младенца к визуальному обследованию определенных частей фигуры, и прежде всего вершин и углов, какое-либо специальное функциональное значение? Согласно гипотезе, выдвинутой Хейсом, возможно, это происходит потому, что по сравнению с другими участками именно углы являются источником наибольшего изменения стимуляции, а следовательно, и наибольшего количества информации (Heith, 1978; 1980). Подвергая беглому визуальному осмотру определенные четко очерченные участки фигуры, младенец одновременно и пристально рассматривает наиболее информативные ее участки.

Влияние развития зрительной системы младенцев на беглый осмотр ими визуального пространства (*scanning*) и фиксацию взгляда. Развитие новорожденного заметно сказывается на его способности к беглому осмотру визуального про-

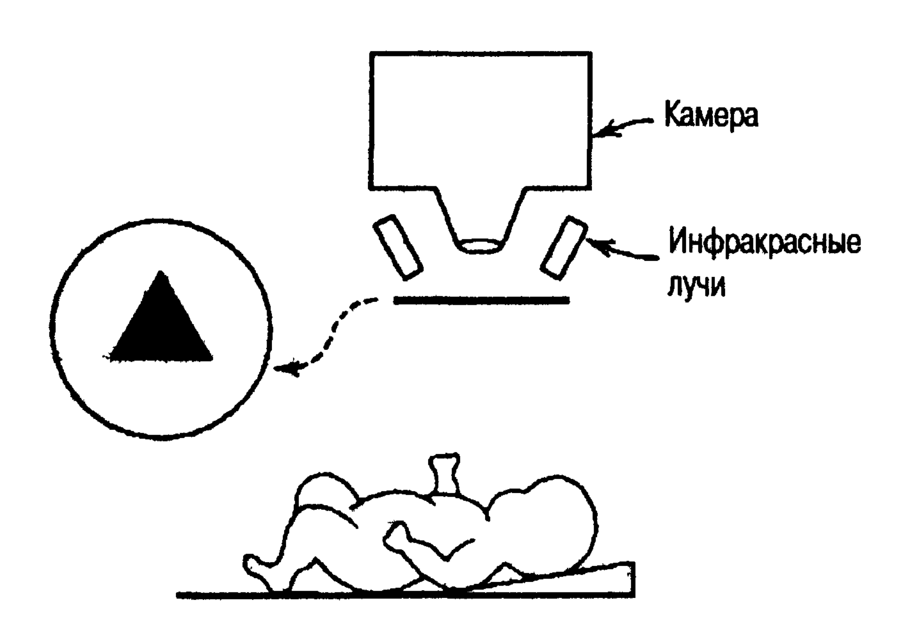


Рис. 11.2. Приспособление для изучения фиксации взгляда младенцев

С помощью инфракрасных лучей камера фиксирует положение зрачков младенцев. (*Источник*: W. Kessen. В кн.: H. W. Stevenson, E. H. Hess and H. L. Rheingold (eds.) *Early Behavior*. New York: John Wiley, 1967, p. 153)

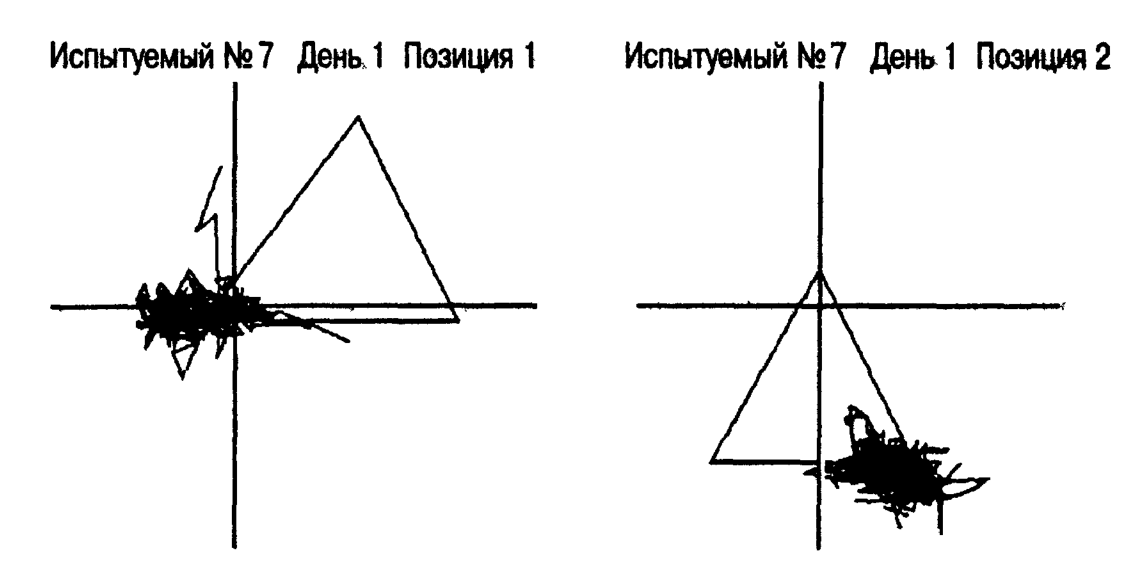


Рис. 11.3. Образец записей фиксаций взгляда одного из младенцев экспериментальной группы

Треугольник – изображение контуров того равномерно окрашенного черного, равностороннего треугольника, который предъявляли младенцам. (*Источник*: W. Kessen. В кн.: H. W. Stevenson, E. H. Hess and H. L. Rheingold (eds.) *Early Behavior*, New York: John Wiley, 1967, p. 174)

странства и к фиксации взгляда. В течение первого месяца жизни младенцы фиксируют взгляд на каком-то одном элементе фигуры. С течением времени возможности их зрительной системы расширяются. Так, взгляд 4-недельных младенцев фиксируется только на оконечностях и внешних контурах стимульного паттерна или фигуры и практически не фиксируется на их внутренних элементах (примером именно такой фиксации взгляда является паттерн беглого осмотра вершин треугольника, представленный на рис. 11.3), однако уже в 2-месячном возрасте младенец рассматривает объекты более пристально и паттерн визуального обследования становится шире. По данным, представленным в (Maurer & Salapatek, 1976), 2-месячные младенцы более, чем 4-недельные, склонны к рассматриванию таких внутренних элементов визуального дисплея, как черты лица (см. также Milewski, 1976). В отличие от них 4-месячные дети сканируют как внутренние, так и внешние элементы стимулов.

С возрастом возможности детей в том, что касается сплошного просмотра визуального пространства, заметно расширяются, и этот прогресс, скорее всего, связан с другими изменениями быстроразвивающейся нервной системы. По мнению Салапатека, к 2-месячному возрасту кора головного мозга уже настолько развита, что ребенок может пользоваться памятью (Salapatek, 1975; см. также Davis & Rovee-Collier, 1983; Rovee-Collier, 1993; Rovee-Collier & Hayne, 1987). Это позволяет предположить, что память играет особую роль в более «исследовательской» и интегративной деятельности — беглом осмотре визуального пространства.

Не исключено, что некоторые вспомогательные визуальные способности, которые также появляются у ребенка на ранних этапах его развития, непосредственно участвуют в проявлениях сканирующей активности. Известно, что 3-месячные младенцы способны различать очень не похожие друг на друга фигуры, расположенные под углом 30° к периферии сетчатки (Maurer & Lewis, 1979), а это значит, что 3-месячный ребенок может обрабатывать информацию о стимулах, воспринимаемых боковым зрением.

Изложенное выше позволяет предположить, что по мере развития различных зрительных и когнитивных способностей ребенка восприятие им окружающей

обстановки прогрессирует, и на смену фокусированию взгляда на элементах стимулов приходит целостное восприятие последних (Aslin & Salapatek, 1975). Возможно, расширение паттерна сканирования с возрастом является следствием появления у ребенка способности интегрировать те индивидуальные элементы и отличительные признаки, на которых фиксируется его взгляд, и воспринимать формы как единое целое. Это позволяет нам сформулировать следующий вывод: новорожденный младенец на первых порах отбирает для себя и замечает лишь некоторые отличительные признаки визуальных стимулов, а по мере взросления он приобретает способность к более информативному и интегративному беглому осмотру всего доступного ему визуального пространства и к восприятию целостных форм. В следующем подразделе мы продолжим обсуждение тех отличительных признаков стимулов, которые привлекают внимание грудных детей, и обратим основное внимание на появление у последних способности к восприятию формы.

Восприятие формы и паттерна

Эксперименты свидетельствуют о том, что степень восприятия младенцами формы может быть разной. Р. Л. Фантц в своих новаторских исследованиях обратил основное внимание на те характеристические признаки стимулов, которые младенцы способны отличить друг от друга (Fantz, 1961, 1963, 1966). Разрабатывая свой **метод зрительных предпочтений**, Фантц исходил из того, что дети исключительно внимательны к определенным отличительным признакам окружающей обстановки и явно предпочитают одни отличительные признаки и стимулы другим. А это значит, что если ребенок постоянно рассматривает какой-то один определенный стимул (или его отличительные признаки) дольше, чем другой, он визуально отличает их друг от друга.

Один из вариантов приспособления, использованного Фантцем для изучения зрительных предпочтений грудных детей, представлен на рис. 11.4.

Младенец лежит на спине в специальной кроватке, помещенной внутрь тестовой, или «смотровой», камеры, и смотрит вверх, на пару контрастных стимулов. Экспериментатор, глядя через небольшое отверстие в «потолке» камеры, наблюдает за движениями глаз ребенка и отмечает, на каком рисунке из пары ребенок чаще останавливает и дольше задерживает свой взгляд. Постоянно меняя стимулы, с помощью этого метода можно очень много узнать о том, как воспринимают мир грудные младенцы. Информация о визуальных предпочтениях детей такого возраста не только свидетельствует об их способности различать стимулы, но и позволяет определить, какие именно стимулы привлекают внимание новорожденных.

В одном из экспериментов младенцам в возрасте от 1 до 15 недель предъявляли несколько пар тестовых паттернов (Fantz, 1961). Результаты, полученные с помощью этих парных стимулов, позволяют говорить о том, что у младенцев существуют явно выраженные зрительные предпочтения (рис. 11.5).

Используя в качестве критерия предпочтительности время фиксации взгляда, можно сказать, что наибольшее внимание младенцев привлекли пары наиболее сложных стимулов. Более того, предпочтение одного стимула из пары другому зависело от того, была ли между их паттернами очевидная разница. Так, при демонстрации первых двух пар (рис. 11.5) — «бычьего глаза» и полосатого квадрата, шахматной доски и одноцветного квадрата — зрительные предпочтения младенцев



Рис. 11.4. Приспособление для изучения зрительных предпочтений грудных детей

Ребенок лежит на специальной кроватке, над которой располагается камера наблюдателя, и смотрит вверх на рисунки, закрепленные на «потолке». Через отверстие в «потолке» экспериментатор наблюдает за движениями глаз младенцев и отмечает, насколько внимательно рассматривается каждый стимул. Зрительные предпочтения младенца фиксируются также и фотоаппаратом, установленным над смотровым отверстием. (*Источник*: Fantz, 1961)

проявились очень ярко, чего не скажешь о демонстрации двух других пар — креста и круга и двух идентичных треугольников. Кроме того, младенцы явно предпочитали полосатые поверхности гладким даже тогда, когда гладкие поверхности были цветными и более яркими, чем полосатые (на рисунке это не показано). Поскольку все протестированные младенцы независимо от возраста продемонстрировали идентичные визуальные предпочтения, вывод о минимальной роли научения в этом феномене представляется обоснованным.

Восприятие лиц людей. На лица младенцы обращают особое внимание. Мысль об «особом отношении» зрительной системы младенцев к человеческим лицам представляется вполне правдоподобной, поскольку сама жизнь младенцев зависит именно от лиц. Возможно, прав Канвишер, высказавший следующее предположение:

> Восприятие лица играло роль критически важного навыка на протяжении всего нашего эволюционного прошлого, и вполне возможно, что теперь наши гены имеют «схематические чертежи» для конструирования модулей лиц (т. е. специализированные процессоры)» (Kanwisher, 1998, p. 210).

Когда метод выявления визуальных предпочтений был использован для предъявления младенцам разных стимульных паттернов, включая эскизные изображения человеческих лиц и гладкие, лишенные определенного чередования элементов цветные стимулы, оказалось, что младенцы отдавали предпочтения определенным образом организованным стимулам (Fantz, 1961, 1963, 1966). В одном из экспериментов определялось отношение к стимулам с паттернами и без них ново-

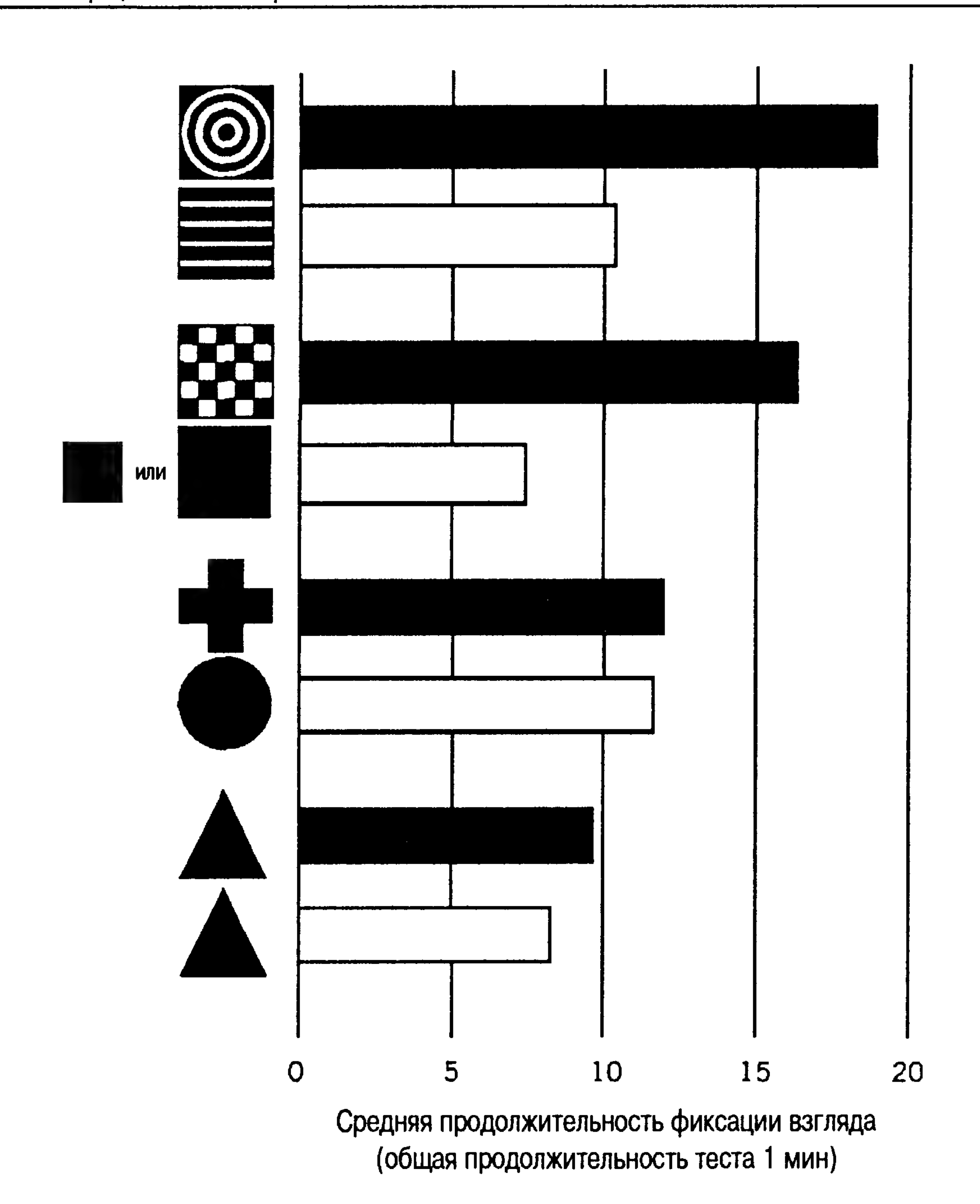


Рис. 11.5. Продолжительность фиксации взгляда младенцев как проявление их визуальных предпочтений, выявленных с помощью различных стимульных пар (стимульные пары представлены в левой части рисунка). (Маленький и большой одноцветные квадраты использовались попеременно). (*Источник*: R. L. Fantz. The Origin of form perception. *Scientific American, 204*, 1961, p. 70)

рожденных в возрасте от 10 часов до 5 дней и младенцев более старшего возраста — от 2 до 6 месяцев. Среди предъявлявшихся младенцам стимулов три — рисунок лица, «бычий глаз» и фрагмент газетного текста — имели четко выраженный паттерн, а три были кусками бумаги — красной, желтой и белой. Критерием реакции младенцев на стимул была продолжительность первой фиксации взгляда на нем (рис. 11.6).

Рисунок, на котором было изображено лицо, привлек большее внимание практически всех младенцев, нежели два других стимульных паттерна. Результаты, полученные Фантцем, позволяют предположить, что стимулы, расположение элементов в которых напоминают человеческие лица (рис. 11.7, выделяются младенцами из числа других стимулов и привлекают их наибольшее внимание.

Хотя, судя по всему, младенцы и отдают предпочтение стимулам, напоминающим лица, неясно, какие именно черты лица играют в этом решающую роль. Однако регистрация фиксации взгляда младенцев, осматривающих лица реальных взрослых людей, позволяет высказать предположение о возможном существовании определенных возрастных склонностей и тенденций. Хейт, Бергман и Мур

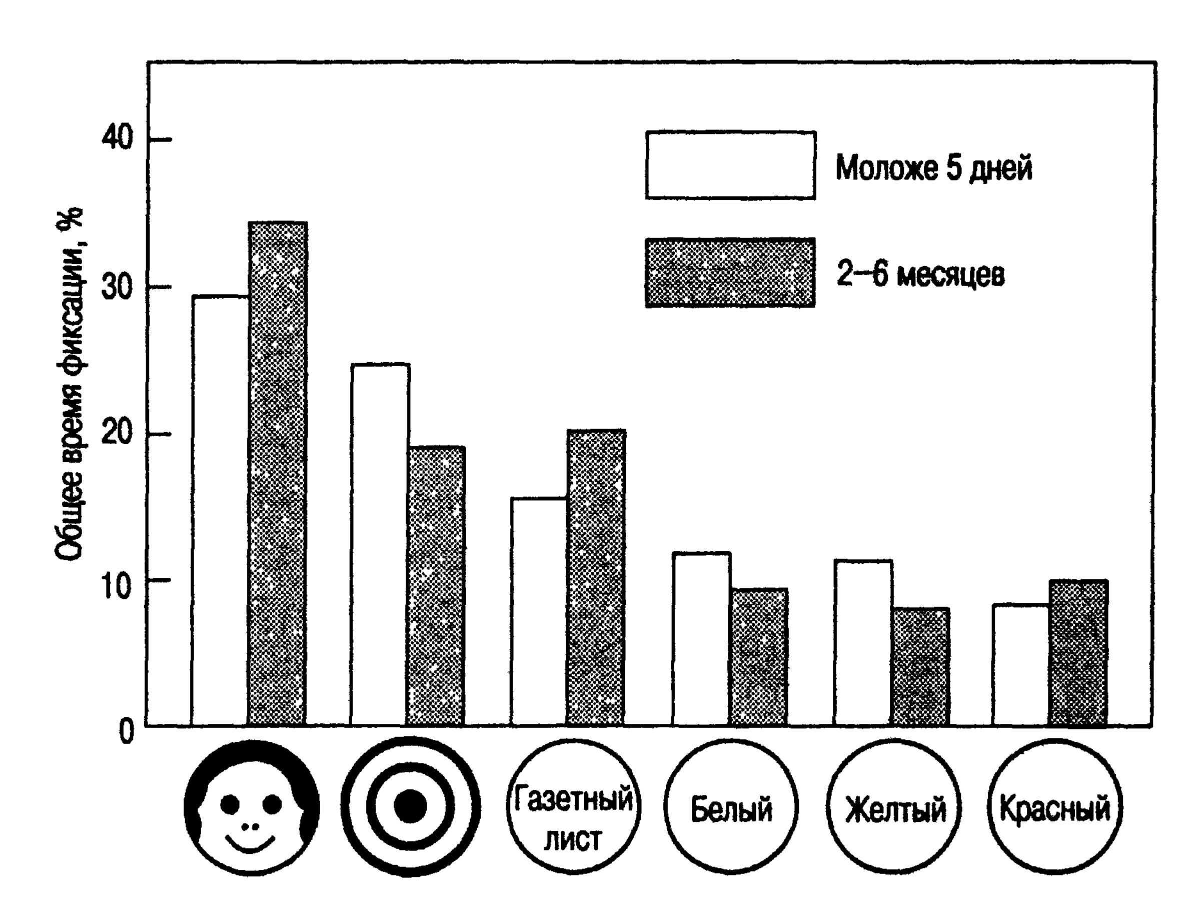


Рис. 11.6. Новорожденные дети и младенцы более старшего возраста предпочитают черно-белые диски с определенным чередованием элементов однородным и цветным дискам. (*Источник*: Fantz, 1966)

(Haith, Bergman & Moore, 1977) сняли на видеопленку движения глаз младенцев в возрасте от 3 до 5 недель, 7-недельных младенцев и младенцев, которым было от 9 до 11 недель, в то время, когда их взгляд скользил по лицам взрослых. Они установили, что в том, что касается фиксации взгляда на лице взрослого человека, и в первую очередь на его глазах 7-недельные младенцы разительно отличаются от 5-недельных. Выше, описывая сплошной осмотр визуального пространства младенцами, мы уже говорили о том, что к 2-месячному возрасту они начинают исследовать отдельные элементы таких стимулов, как человеческое лицо. Интересно отметить, что когда взрослые разговаривали, фиксация взгляда младенцев из обеих старших групп на их глазах была более продолжительной. Это позволяет предположить, что такие физические особенности лица говорящего человека, как движения губ и подбородка и контраст между губами и зубами, сами по себе недостаточно привлекательны для ребенка и не могут отвлечь его взгляда от глаз. Авторы исследования предположили, что, возможно, глаза отчасти потому становятся привлекательными для 7-недельного младенца, что именно они являются носителем важной для него информации о настроении и намерениях взрослого.

Как бы там ни было, взрослея, младенцы не только начинают узнавать конкретного человека в лицо, но и в 4–6 месяцев уже могут узнать знакомое лицо даже

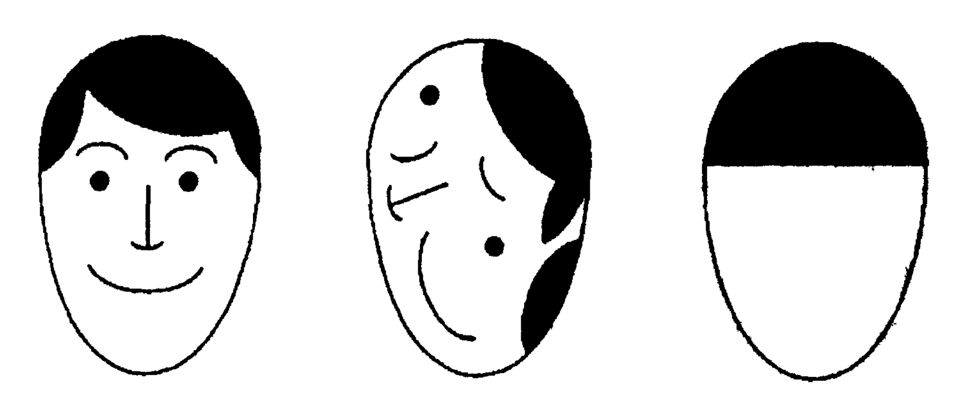


Рис. 11.7. Стимульные паттерны эксперимента Фантца

тогда, когда видят человека в необычной позе или из необычного положения (Fagan, 1976). Младенцы этого возраста способны также отличить довольное выражение лица от сердитого (Walker-Andrews, 1989, 1997), мужское лицо от женского (Leinbach & Fagot, 1993; Walker-Andrews et al., 1991) и отдают предпочтение привлекательным взрослым и детским лицам (по данным студентов последнего курса, мужчин и женщин) независимо от их пола (Langlois et al., 1991; Samuels et al., 1994).

Поскольку паттерны, напоминающие лица, могут иметь адаптивное значение, невольно напрашивается предположение, что распознавание человеческих лиц — врожденная способность, в основе которой лежит определенный кортикальный механизм. Более того, с помощью ФМРТ доказано, что в коре головного мозга взрослых людей есть локализованные участки, специализирующиеся на распознавании лиц (Kanwisher, 1998; Kanwisher et al., 1996, 1997; см. также Farah, 1996; Farach et al., 1998, 1999). Однако прежде чем сделать окончательный вывод, задумайтесь о том, каким сложным стимулом является не только само человеческое лицо, но даже его схематическое изображение. Оно содержит информацию о различиях между фигурой и фоном, о контурах, границах, краях, контрастах яркости, затененности и симметрии, и каждый из этих источников информации — не говоря уже о возможных особенностях как самого лица, так и эмоций, которые оно выражает, — может потребовать к себе повышенного внимания. Более того, установлено, что не все младенцы предпочитают паттерны, напоминающие лица, абстрактным формам (Kagan, 1970; см. также обзор Walker-Andrews, 1997). Следовательно, хотя вывод о некой «специфичности» восприятия лиц и представляется обоснованным, само происхождение того предпочтения, которое младенцы демонстрируют по отношению к лицам, остается проблематичным.

Восприятие цвета

В определенной мере цветовое зрение присуще новорожденным, однако к моменту рождения его формирование еще не закончилось. Известно, что новорожденные в возрасте от 1 до 5 дней различают длины волн, обычно воспринимаемые как красный, желтый и зеленый цвет, но не чувствительны к тем длинам волн, которые традиционно воспринимаются как синий цвет (скорее всего, это связано с недоразвитием колбочек центральной ямки) (Adams, Maurer & Davis, 1985). Следовательно, цветовое зрение новорожденных, возраст которых исчисляется несколькими днями, аналогично цветовому зрению людей, страдающих *тританопией* — редкой формой дихроматизма, описанной в главе 5 (см. также Varner et al., 1985). Этот дефект цветового зрения сохраняется до достижения младенцем 2–3-месячного возраста, после чего ребенок приобретает такую же способность различать волны различной длины, какой обладают и взрослые люди.

Хотя ребенок способен так же различать волны различной длины, как и взрослый, это не дает нам оснований утверждать, что он видит те же цветовые тона или оттенки, что и взрослые. Видят ли дети — подобно взрослым — коротковолновый свет (длина волны около 480 нм) как синий, а средневолновый свет (длина волны около 510 нм) как зеленый? Судя по всему, применительно к младенцам более старшего возраста ответ может быть утвердительным.

Метод габитуации. Для экспериментального изучения этой способности использован общий метод, основанный на **габитуации** (Bornstein, Kessen & Weiskopf, 1976). В данном случае термином «габитуация» обозначается явление, заключающееся в том, что младенец обращает меньше внимания на те стимулы, которые ему часто предъявляют, т. е. он задерживает на них взгляд на более короткое время или *привыкает* к ним. Следовательно, если у младенца есть такая возможность, он предпочтет смотреть на другой стимул. Наблюдаемое увеличение времени фиксации взгляда младенца при предъявлении нового или измененного стимула называется *дисгабитуацией*, восстановлением после габитуации.

Систематически предъявляя 4-месячным младенцам синий свет (длина волны 480 нм), их приучили к нему, а затем, пользуясь методом зрительных предпочтений, оценили их визуальное поведение (т. е. определили продолжительность периода фиксации взгляда младенцев на нем). Младенцам предъявляли два физически разных тестовых стимула: один цветной стимул принадлежал к той же категории стимулов, что и стимул, габитуацию к которому планируется изучить (450 нм, воспринимаемый взрослыми как синий), а второй стимул имел другой цвет, но длина его волны не сильно отличалась от длины волны стимула, к которому создают привыкание. (510 нм, воспринимаемый взрослыми как зеленый). Следовательно, длина волны синего стимула (480 нм), к которому создавалось привыкание, отличалась от длины волны того стимула, который обычно кажется взрослым, обладающим трихроматическим цветовым зрением, синим (450 нм), на ту же самую величину, что и от стимула, воспринимаемого взрослыми как зеленый (510 нм), т. е. на 30 нм. Тестирование младенцев показало, что они систематически дольше смотрели на зеленый стимул с длиной волны 510 нм, т. е. на тот, который взрослые отличали от синего стимула с длиной волны 450 нм. (Синий стимул с длиной волны 450 нм принадлежал к той же самой категории, что и стимул, к которому создавалось привыкание.) Иными словами, младенцы продемонстрировали *дисгабитуацию* по отношению к стимулу с длиной волны 510 нм, но не по отношению к стимулу с длиной волны 450 нм. Следовательно, свет с длиной волны 450 и 480 нм, воспринимаемый взрослыми как синий, точно так же воспринимается и младенцами, которые отличают стимулы с волнами 450 и 480 нм от зеленого стимула с длиной волны 510 нм. Аналогичные результаты были получены и тогда, когда младенцев приучали к границам между зеленым, желтым и красным цветами и оценивали результаты их габитуации с помощью того же метода зрительных предпочтений. Совокупность всех этих данных свидетельствует о том, что 4-месячные младенцы обладают цветовым зрением и что они различают те же четыре основных цветовых тона, которые воспринимаются взрослыми, — синий, зеленый, желтый и красный. Следовательно, цветовое зрение младенцев организовано точно так же, как и цветовое зрение взрослых.

Острота зрения

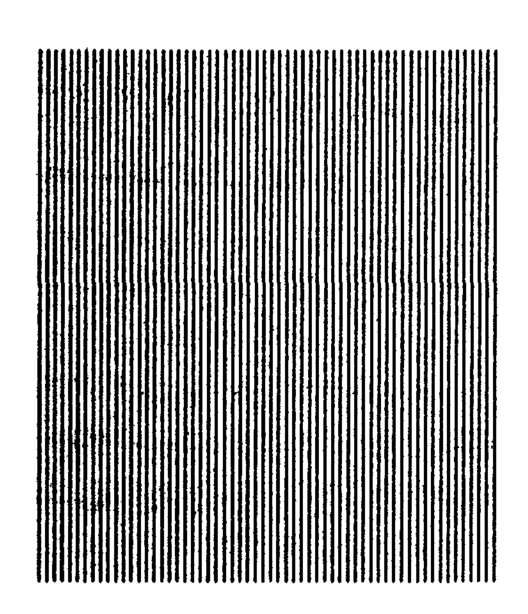
Острота зрения является одним из наиболее важных критериев развития зрения младенцев. Это динамичная, находящаяся в постоянном развитии, совершенствующаяся способность. Для оценки остроты зрения младенцев использовались различные электрофизиологические и поведенческие (т. е. основанные на зрительных

предпочтениях) методы, и полученные при этом данные несколько отличаются друг от друга (Dobson & Teller, 1978). Мы остановимся на результатах, полученных с помощью метода зрительных предпочтений.

Зрительные предпочтения и острота зрения. Типичный метод оценки остроты зрения детей на основании их зрительных предпочтений представляет собой вариант вышеописанного метода определения зрительных предпочтений Фантца, основанного на принудительном выборе. В этом методе используются паттерны решеток с определенной пространственной частотой, измеряемой в циклах на градус угла зрения (цикл/град) и описанной в главе 6. Младенцев укладывают перед экраном, на одну половину которого экспериментатор проецирует решетчатый паттерн, а на вторую — равный ему по величине и яркости однородный серый стимул (рис. 11.8).

Затем экспериментатор регистрирует, на каком из двух стимулов младенец фиксирует свой взгляд. Стабильное предпочтение, оказываемое решетчатому паттерну, свидетельствует о том, что младенец различает его. Как правило, решетчатые паттерны предъявляются испытуемым в порядке возрастания пространственной частоты. Когда грубый решетчатый паттерн с низкой пространственной частотой (т. е. паттерн, образованный широкими полосами) предъявляется вместе с однородным серым полем, младенец сначала фиксирует взгляд на решетке. Однако по мере того как пространственная частота паттерна увеличивается (и полосы решетки становятся все тоньше и тоньше), внимание к нему ослабевает и младенец постепенно перестает оказывать ему предпочтение. Порог остроты зрения достигается тогда, когда младенец перестает проявлять стабильное или заметное зрительное предпочтение по отношению к какому-нибудь из двух стимулов, т. е. тогда, когда продолжительность периода фиксации взгляда на решетчатом паттерне уменьшается вдвое. Следовательно, порог остроты зрения младенца определяется наибольшей пространственной частотой того решетчатого паттерна, который он явно предпочитает однородному стимулу.

Результаты, полученные с использованием этого метода, свидетельствуют о том, что в момент рождения острота зрения младенцев очень невелика, однако в течение первых шести месяцев жизни она быстро развивается. Не исключено, что причиной недостаточной остроты зрения новорожденных является недоразвитие зрительной коры головного мозга и сетчатки, прежде всего центральной ямки (Abramov et al., 1982; Banks & Bennett, 1988; Wilson, 1988; Youdelis & Hendrickson,



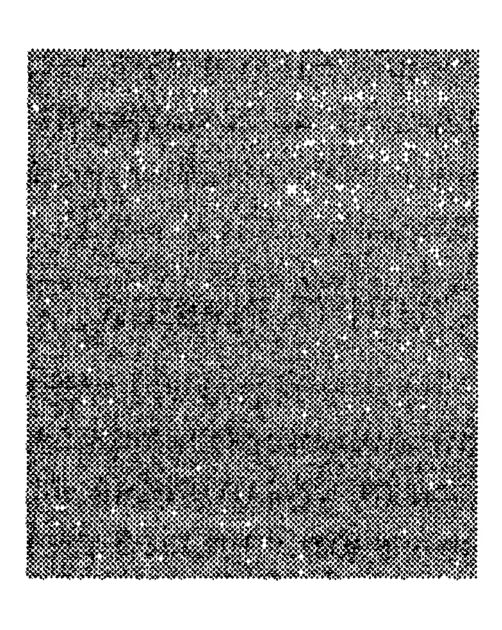


Рис. 11.8. Стимулы, используемые для оценки остроты зрения младенцев по методу, основанному на зрительных предпочтениях

1986). В момент рождения ребенка плотность колбочек в центральной ямке более чем в три раза меньше, чем у взрослого человека, но в течение первых шести месяцев жизни ребенка она быстро увеличивается. Следовательно, увеличение остроты зрения младенцев в течение этого периода времени в первую очередь зависит от общего уровня развития зрительной системы.

Если мы оценим остроту зрения младенца в единицах таблицы Снеллена, описанной в главе 4, и в единицах пространственной частоты (цикл/град), то получим следующие результаты: острота зрения новорожденных колеблется от 20/1200 (около 0,5 цикла/град) до 20/600 (1 цикл/град), острота зрения 4-месячных младенцев — 20/200 (около 3 циклов/град), 6-месячных — 20/100 (6 циклов/град), а острота зрения годовалых детей — 20/50 (около 12 циклов/град) (Dobson & Teller, 1978; Gwiazda, Brill & Held, 1979). Для сравнения, острота зрения нормально видящего взрослого человека — 20/20 (30 циклов/град).

Эффект наклона. Приведенные выше данные об остроте зрения получены в результате экспериментов, в которых младенцам предъявлялись вертикальные или горизонтальные решетчатые паттерны. Острота зрения младенцев, экспериментально определяемая с помощью наклонных решеток, значительно ниже. Более того, когда наклонные решетчатые паттерны предъявлялись в паре с горизонтальными или вертикальными решетками аналогичной пространственной частоты, младенцы явно предпочитали смотреть именно на них. Это уменьшение остроты зрения, вызванное наклонными решетчатыми паттернами, называется **эффектом наклона**.

Эффекту наклона подвержены многие представители животного мира (Appelle, 1972), включая обезьян (Bauer et al., 1979), а также многие люди: как дети так и взрослые. Люди начинают испытывать его в возрасте от 6 недель до 3 месяцев (Braddick, Wattam-Bell & Atkinson, 1986; Gwiazda et al., 1978; Leehey et al., 1975; Socol, Moskowitz & Hansen, 1987) и испытывают его на протяжении всей жизни; более того, с возрастом он усиливается (Mayer, 1977). Эффект наклона играет также и определенную роль в восприятии сочетания фигура–фон. По данным Оямы, такие образованные секторами фигуры, как те, что представлены на рис. 7.3 (глава 7), чаще воспринимаются как фигура в тех случаях, когда располагаются вертикально или горизонтально (рис. 7.3, *а*), чем когда они располагаются наклонно (рис. 7.3, *б*) (Oyama, 1960).

Заслуживает внимания тот факт, что в качестве причины возникновения эффекта наклона был назван опыт проживания в крупных городах, в которых горизонтальные и вертикальные контуры явно преобладают над наклонными (Annis & Frost, 1973; Mitchell, 1980). Однако вряд ли сетчатки типичного младенца чаще стимулируются вертикальными и горизонтальными стимулами, нежели наклонным: ведь бóльшую часть времени младенец лежит на спине и воспринимает мир именно из такой позиции. Более того, то обстоятельство, что эффекту наклона подвержены не только новорожденные младенцы (Leehey et al., 1975), но и многие низшие животные (Appelle, 1972), заставляет усомниться в том, что он действительно является результатом специфических условий стимуляции зрительной системы. Более вероятным кажется то, что этот эффект — генетического происхождения и что индивидуумы уже рождаются подверженными его влиянию.

Восприятие пространства

Несмотря на то что сейчас нас более всего интересует восприятие мира человеком и данная глава посвящена именно этому, нашего внимания заслуживают и те результаты многочисленных исследований животных, которые имеют самое непосредственное отношение к интересующей нас проблеме развития восприятия. Начнем же мы с изучения происхождения одной из наиболее важных визуальных способностей — *восприятия глубины.*

Восприятие глубины. *Изучение животных.* Многие исследователи, изучавшие развитие восприятия глубины, с самого рождения помещали животных в такие условия, в которых они были практически лишены света. Экспериментаторы исходили из того, что если животное, выросшее в темноте, при первом появлении на свету демонстрирует способность воспринимать глубину, следовательно, чтобы эта способность проявилась, скорее всего, не требуется никакого научения.

Исследования на зрительном обрыве (см. главу 9) показали, что многие животные, выросшие в темноте, уже при первом появлении в освещенном помещении способны реагировать на глубину. Действительно, складывается такое впечатление, что многих животных не нужно учить воспринимать глубину (Carr & VcGuigan, 1965; Walk et al., 1965). Новорожденные крысята способны воспринимать глубину сразу же после того, как прозревают (Bauer, 1973; Lore & Sawatski, 1969). Аналогичные результаты получены и при изучении поведения хомяков (Schiffman, 1971), коз (Walk & Gibson, 1961), обезьян (Rosenblum & Cross, 1963) и цыплят (Shinkman, 1963). То, что едва вылупившийся из яйца цыпленок передвигается, точно попадает клювом в корм и демонстрирует способность воспринимать глубину, свидетельствует о присущей ему врожденной способности воспринимать пространство. Судя по всему, то же самое можно сказать и о большинстве животных, которых удалось адекватно протестировать сразу после появления на свет (Walk, 1978).

Восприятие глубины человеком. Обладает ли человек врожденной способностью воспринимать глубину? Изучение реакции младенцев на зрительный обрыв не дает однозначного ответа на этот вопрос, поскольку визуальный опыт новорожденных младенцев не поддается строгому контролю. По понятным причинам их невозможно поместить в такие условия, при которых стимулирование их зрительной системы будет искусственно ограничено определенными рамками. Более того, типичного младенца можно протестировать на зрительном обрыве только тогда, когда он научится самостоятельно ползать, т. е. когда ему исполнится примерно полгода, а к этому времени у него уже накопится определенный визуальный опыт. Однако из других многочисленных исследований способности младенцев дотягиваться до чего бы то ни было (например, из изучения координации движения глаз и конечностей) и избегать столкновения с разными преградами нам известно, что способность воспринимать глубину проявляется у младенцев значительно раньше, чем они начинают ползать, — возможно, вскоре после появления на свет (Bower, 1974; Campos et al., 1978; Fox et al., 1980; Walk, 1978).

Интересная деталь: не исключено, что способность воспринимать глубину формируется у младенцев раньше, чем появляется боязнь высоты. Бертенталь и Кампос описали результаты экспериментов с детьми, которым было около 7 месяцев: некоторые из них уже умели ползать, а некоторые — нет. Младенцев помещали

прямо на стекло над обрывом, лишая их таким образом всей визуальной информации о физической поддержке (Bertenthal & Campos, 1989). Боязнь высоты оценивали, измеряя такой физиологический параметр, характеризующий страх, как учащенное сердцебиение. Оказалось, что высоты боятся только те младенцы, которые уже умеют ползать, именно они отреагировали на обрыв учащенным сердцебиением. Не исключено, что боязнь высоты появляется у младенцев вскоре после того, как они начинают ползать, и является непосредственным следствием опыта, приобретенного благодаря ползанью (Campos et al., 1978; Bertenthal & Campos, 1989).

Способность избегать столкновений с различными объектами: луминг. Для представителей многих биологических видов информация о приближающемся объекте имеет критически важное значение, ибо она может свидетельствовать о такой внешней опасности, как вышедший на охоту хищник, или об угрозе столкновения с другим объектом. Действительно, предмет, брошенный в человека таким образом, что оказывается в поле его зрения и вызывает впечатление неминуемого столкновения, вызывает автоматическую реакцию, которая проявляется в стремлении избежать столкновения. Комплексная пространственная информация, свидетельствующая о *надвигающемся столкновении* с движущимся объектом, называется **лумингом** (Schiff, 1965). Индивидуум получает эту информацию благодаря ускоренному увеличению ретинального изображения формы или силуэта приближающегося объекта. Быстрая экспансия ретинального изображения приближающегося объекта приводит к тому, что по мере приближения к наблюдателю объект *начинает принимать угрожающие размеры.*

Один из аппаратов, предназначенных для изучения восприятия луминга младенцами, представлен на рис. 11.9. Он состоит из приспособления для отбрасывания тени, которое проецирует силуэт объекта на проекционный экран.

Варьируя соответствующим образом условия движения объекта между источником света и экраном, можно добиться того, что отбрасываемая объектом тень будет непрерывно увеличиваться. Расширение тени создает впечатление приближения объекта к наблюдателю с постоянной скоростью, т. е. играет роль *луминга.* Сжатие тени создает обратное впечатление, и наблюдателю кажется, что объект удаляется от него. Шифф назвал это явление *зумингом* (Schiff, 1980). Обратите внимание на то, что и при луминге, и при зуминге на самом деле ничто не приближается к наблюдателю; физическая информация всего лишь имитирует приближение или удаление.

Изучение животных. Описанный выше аппарат был использован для изучения различных животных, включая крабов, лягушек, черепах, цыплят, голубей, котят, а также новорожденных и взрослых обезьян. Крабы реагировали на луминг бегством, вздрагиванием и припаданием к земле. Лягушки обычно отпрыгивали в сторону от разрастающегося изображения. Цыплята реагировали на него по-разному: они вздрагивали, пятились, припадали к земле или высоко подпрыгивали. Хотя реакция котят на луминг была менее устойчивой, они также демонстрировали реакцию избегания столкновения с приближающимся объектом (Schiff, 1965). Реакция черепах на луминг проявлялась в том, что они прятали голову в панцирь (Hayes & Saiff, 1967). Детеныши обезьян и взрослые особи старались побыстрее спрятаться в своих клетках (Schiff et al., 1962), причем бегство малышей нередко сопровожда-

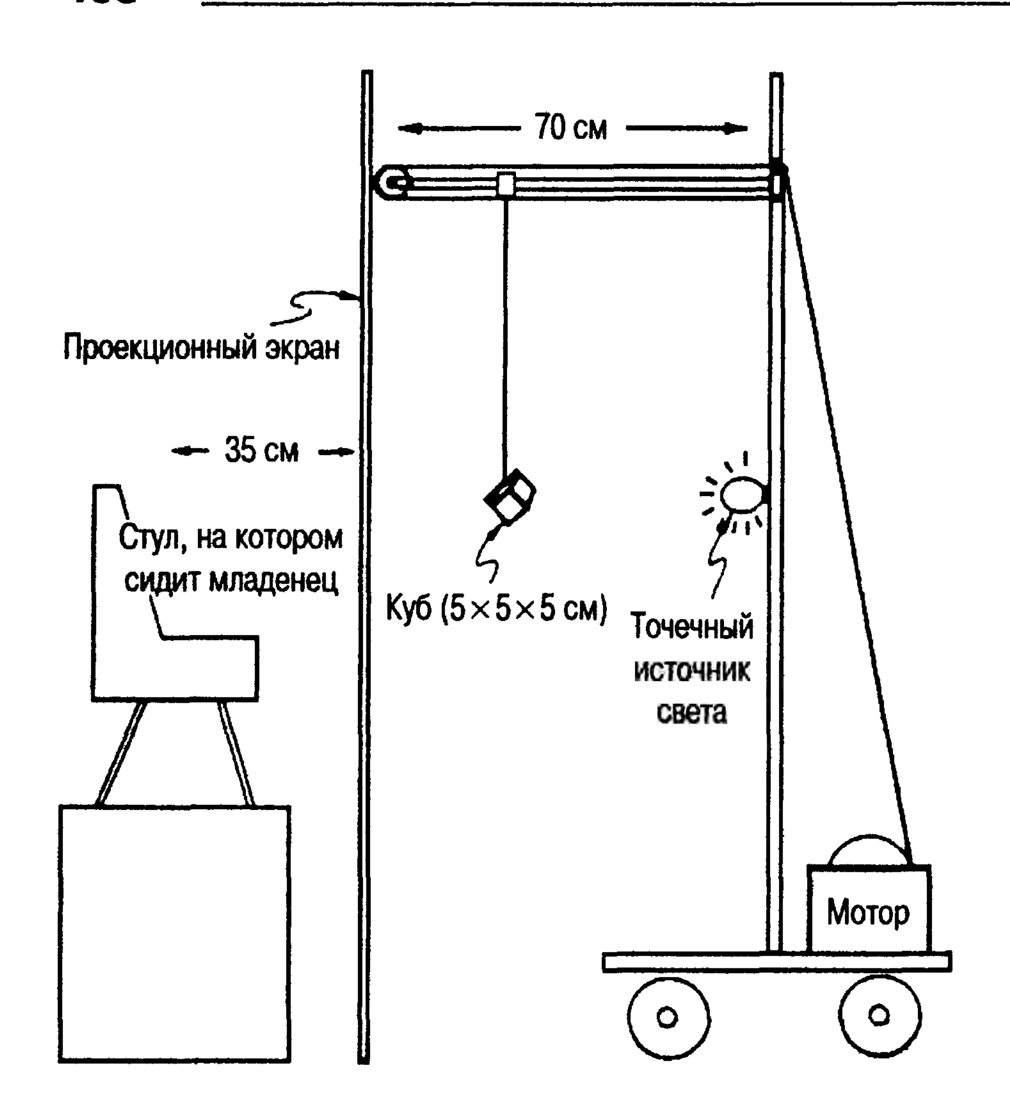


Рис. 11.9. Аппарат для изучения восприятия луминга младенцами. (*Источник*: W. Ball & E. Tronick. Infant responses to impending collision: Optical and real. *Science, 171,* 1971, p. 819)

лось тревожными криками. В отличие от луминга зуминг вызывал у большинства животных не столько желание спрятаться или тревогу, сколько любопытство.

Изучение реакции человека. Младенцы реагируют на имитацию луминга точно так же, как и животные. Так, изучение реакции 24 младенцев в возрасте от 2 до 11 недель на грозящее столкновением увеличение проекции куба на экране показало, что дети реагировали по-разному, но все так или иначе демонстрировали стремление избежать столкновения или защититься от него: они моргали, отворачивались от экрана и поворачивали голову назад, закрывали лицо руками, напрягались всем телом и кричали от страха (Ball, Tronick, 1971). Если же силуэты объектов на экране уменьшались (зуминг) или если увеличивался в размере силуэт объекта, двигавшегося *мимо* младенцев, ничего подобного не происходило: в этих случаях они скорее *следили* за объектами, нежели стремились спрятаться от них (дополнительная информация, свидетельствующая о том, что младенцы способны отличать опасные увеличивающиеся в размере стимулы от неопасных, представлена в работе Schmuckler & Li, 1998). Эта реакция наблюдалась у всех младенцев независимо от их возраста; аналогичные результаты были получены и при использовании вместо силуэтов реальных объектов, и тогда, когда тестированию подвергались новорожденные в возрасте от 6 до 20 дней. Реагируя на приближающийся стимул, новорожденные широко открывали глаза, отворачивали голову и махали обеими руками между лицом и объектом (Bower et al., 1971; Dunkeld & Bower, 1980; Nanez, 1988).

Адаптивный характер реакции избегания быстро приближающегося объекта очевиден: *уклониться — значит предотвратить столкновение.* То, что восприятие грозящего столкновения и стремление избежать его присуще как новорожденным детям, так и многим животным, свидетельствует о том, что эти способности, воз-

можно, не требуют никакого научения. Более того, не исключено, что реакция на луминг может иметь биологическую основу. Это предположение вполне согласуется с гипотезой относительно *сетчаточной экспансии*, высказанной в главе 8: зрительная система млекопитающих может иметь нейронные структуры, или каналы, специализирующиеся на восприятии и обработке информации о быстрых изменениях ретинального изображения, таких, например, как изменения, сигнализирующие о луминге (Regan et al., 1979; Regan et al., 1986). Ринд и Симмонс обнаружили, что в зрительных системах таких не похожих друг на друга и не относящихся к млекопитающим биологических видов, как голуби и цикады (саранча), присутствуют «чувствительные к столкновению» нейроны, и описали их (Rind & Simmons, 1999).

Признаки пространства и пикторальное восприятие. Как уже отмечалось выше (см. главу 9), восприятие пространства обусловлено информацией о его монокулярных и бинокулярных признаках. Однако не все признаки пространства, доступные взрослому, могут быть доступны и младенцам. Более того, известно, что доступность некоторых признаков зависит от возраста. Например, использование бинокулярной диспарантности для стереоскопического зрения развивается примерно к 3,5–4 месяцам (Fox et al., 1980; Held et al., 1980; Petrig et al., 1981). Интересная деталь: вполне возможно, что перцептивные способности 3-месячных младенцев уже достаточно развиты для того, чтобы они могли воспринимать *субъективные контуры*, описанные в главе 7 (Ghim, 1990; Lecuyer & Durand, 1998). Однако способность эффективно использовать монокулярные признаки для сложных взаимодействий с пространством требует дальнейшего развития или опыта.

Такие статические монокулярные признаки, как загораживание (монокулярный признак, свидетельствующий о частичном перекрывании одного объекта или поверхности другим объектом или поверхностью), затененность и светимость, линейная перспектива, градиенты текстуры, делающие возможным пикторальное восприятие — восприятие глубины на основе плоского изображения, начинают функционировать, когда ребенку исполняется 5–7 месяцев (Granrud & Yonas, 1984; Granrud et al., 1985; Yonas et al., 1986; см. также Lecuyer & Durand, 1998; Schmuckler & Proffitt, 1994).

Установлено, что дети в возрасте 1 года и 2 месяцев способны функционально использовать пикторальное восприятие для получения осмысленной пространственной информации (Melzoff, 1988). В одном из экспериментов малыши следили за экраном черно-белого телевизора во время демонстрации видеопленки, на которой был снят мужчина, занимавшийся решением детской головоломки. То, что потом дети смогли сами решить ее, свидетельствует об их способности к пикторальному восприятию. Следовательно, несмотря на ограниченный опыт общения с пространством, маленькие дети все же способны соотносить двухмерные плоскостные изображения с собственными действиями с реальными объектами в трехмерном пространстве.

Константность восприятия размера и формы. Пространственные признаки являются источником двух важных интегративных способностей — *константности восприятия размера* и *константности восприятия формы*. В главе 10 мы уже отмечали, что восприятие величины и формы объектов остается практически

постоянным даже тогда, когда изменяются форма и величина их ретинальных изображений. Следовательно, величина и форма любого объекта остаются постоянными, с какого бы расстояния и под каким бы углом мы ни смотрели на него. Распространяется ли это правило и на младенцев? Воспринимают ли и они физический мир как неизменный, *константный*, даже тогда, когда ретинальные изображения изменяются? Результаты некоторых исследований свидетельствуют о том, что константность восприятия развивается по мере того, как младенцы учатся использовать признаки глубины и наклона поверхности, и к 6-месячному возрасту эта способность уже вполне хорошо развита Следовательно, константность восприятия начинает функционировать уже с 6-месячного возраста, а возможно, даже и еще раньше (Caron et al., 1979; McKenzie et al , 1980).

Комплексная аудиовизуальная стимуляция. Свой рассказ о перцептивных способностях новорожденных детей мы начали с упоминания о том, что практически сразу же после появления на свет младенцы демонстрируют правильную пространственную реакцию на звуковой сигнал С возрастом у ребенка развивается способность связывать воедино слуховую и визуальную стимуляцию, что делает доступными ему и более сложные формы проявления активности Например, младенцы в возрасте 1–2 месяцев проявляли признаки беспокойства, когда голоса их матерей оказывались «смещенными» в пространстве (Aronson & Rosenbloom, 1971). Экспериментаторы помещали мать в комнате, окно которой выходило прямо на кроватку ребенка. Младенец видел мать, но благодаря стереофонической системе ее голос доносился до него из точки, расположенной под углом 90° к тому месту, где она стояла, справа или слева от нее. Иными словами, ребенок видел мать прямо перед собой, а ее голос доносился до него слева или справа. Результат — эмоциональная реакция младенцев на это пространственное несоответствие — показывает, что они воспринимают *взаимосвязь* между нормально коррелирующими визуальными и слуховыми стимулами.

Связь между зрительной и аудиальной стимуляцией. Восприятие многих пространственных событий, связанных с издающими звуки объектами, основано на синхронизации изменений *звуков* с изменениями *кажущейся удаленности.* Так, когда мы видим такой объект, как приближающийся к нам или удаляющийся от нас автомобиль, звук мотора, который мы слышим, изменяется в соответствии с этим движением. Для взрослых изменения звуков тесно связаны с изменениями изображения, создающего восприятие единственного целостного пространственного события. Способны ли младенцы воспринимать такую же связь между удаленностью движущегося объекта и издаваемым им звуком?

Этот вопрос изучали Уокер-Эндрюс (Walker-Andrews, 1989, 1994) и Леннон (Lennon, 1985). Пятимесячным младенцам предъявляли одновременно две видеопленки, на одной из которых был запечатлен приближающийся автомобиль, а на другой — отъезжающий. Одновременно с демонстрацией пленок включалась и одна фонограмма, пространственно синхронизированная либо с удаляющейся, либо с приближающейся машиной (т. е. фонограмма усиливающегося звука синхронизировалась только с пленкой, на которой был запечатлен приближающийся автомобиль, а фонограмма затихающего звука — только с пленкой, на которой был

запечатлен отъезжающий автомобиль). Взгляд младенцев гораздо дольше фиксировался на той видеопленке, которая синхронизировалась с фонограммой, т. е. дети предпочитали смотреть на изображение, пространственно синхронизированное с одной из тех фонограмм, которые они слышали, а это значит, что 5-месячные младенцы уже способны обнаруживать связь между удаленностью движущегося объекта и издаваемым им звуком (см. также Lewkowicz, 1992).

Выражение эмоций мимикой и голосом. Младенцы также способны определять соответствие мимики говорящего человека эмоциям, которые выражает его голос. Арлин Уокер-Эндрюс изучала эту проблему, используя методику, аналогичную описанной выше: младенцам одновременно демонстрировали две видеопленки, на которых были запечатлены злое и веселое лица говорящих людей, и они слышали запись злого или веселого голоса. (Walker-Andrews, 1986). (Обратите внимание на то, что рты говорящих на каждой пленке были прикрыты, так что младенцы были лишены возможности «читать по губам».) По аналогии с описанным выше экспериментом, когда младенцы дольше смотрели на то изображение, которое синхронизировалось с фонограммой, и в этом опыте они фиксировали взгляды на том лице, мимика и выражение которого соответствовали звучавшему в данный момент голосу. Младенцы, которые слышали веселый голос, фиксировали свои взгляды на веселом лице, а те, кто слышал сердитый голос, — на злом. Интересно отметить, что младенцы не проявили никаких зрительных предпочтений: как бы экспериментаторы ни манипулировали со звуком, продолжительность фиксации взглядов младенцев и на злом, и на веселом лице не увеличивалась (см. также Walker-Andrews & Lennon, 1991 и обзор Walker-Andrews, 1997).

Узнаванце голосов младенцами. Способность узнавать материнский голос появляется у новорожденных очень рано. Доказано, что уже в трехдневном возрасте младенец способен отличить голос матери от голосов других женщин: если для того, чтобы услышать материнский голос, он должен сосать пустышку определенным образом, то он научается сосать ее именно так, чтобы слышать его, а не голос посторонней женщины. Даже те младенцы, опыт общения которых с матерями ограничен, тоже отдают предпочтение материнскому голосу, и это позволяет предположить, что ребенку достаточно очень непродолжительного времени, чтобы начать узнавать голос собственной матери. Более того, новорожденные не только отдают предпочтение материнскому голосу, но и тому конкретному детскому стихотворению, которое их матери читали вслух в течение последних трех месяцев беременности (DeCasper & Spence, 1986; см. также Gandelman, 1992, p. 36–40).

Прежде чем перейти к рассмотрению разных аспектов такой проблемы, как развитие *перцептивно-моторных способностей*, необходимо подвести некоторые итоги и обобщить сведения о тех огромных перцептивных способностях, которыми обладают младенцы. Изложенный выше материал свидетельствует о том, что в течение первого года жизни, возможно уже к 6- или 7-месячному возрасту, ребенок приобретает разнообразный арсенал базовых перцептивных способностей. Разумеется, развитие восприятия на этом не останавливается. Сочетание физиологических факторов, факторов развития и опыта способствует тому, что перцептивные способности, приобретенные ребенком в течение первого года жизни, постоянно совершенствуются.

Развитие перцептивно-моторной координации

Авторы некоторых исследований, результаты которых были рассмотрены в предыдущих разделах данной главы, оценивали уровень перцептивного развития по движениям конечностей (по моторной активности). Что касается животных, то они стремились избежать столкновения с приближающимся объектом или предпочитали двигаться в сторону, противоположную обрыву (восприятие глубины). Приобретение подобных поведенческих навыков, управляемых визуальной информацией, включает развитие связи между восприятием мира организмом и его произвольными движениями, т. е. развитие координации движений глаз и конечностей, или **перцептивно-моторной координации**

Перцептивно-моторная координация

Обычные действия, направляемые зрительной системой, даже такие простые, как протягивание руки вперед и переворачивание этой страницы, представляют собой точное и преднамеренное мускульное, или моторное, движение, выполняемое в ответ на оптическую стимуляцию. Огромное число действий, совершаемых ежедневно и практически без всяких усилий, требует перцептивно-моторной координации. В связи с этим нас более всего интересуют следующие вопросы: как развивается способность отвечать точными движениями на оптическую стимуляцию и является ли эта способность биологически детерминированной или же мы должны учиться координировать свои движения со своим восприятием? Какова функциональная связь между осознанным, преднамеренным движением и развитием нормальной перцептивно-моторной координации?

Активный/пассивный опыт. Карусель Хельда—Хайна. Судя по всему, приобретение точной перцептивно-моторной координации зависит от *практического опыта*, приобретаемого в результате совершения активных движений в ответ на оптическую стимуляцию. Иными словами, чтобы перцептивно-моторная координация достигла надлежащего уровня развития, организм должен *активно* взаимодействовать с окружающим его и воспринимаемым им пространством. Этот вывод подтверждается рядом так называемых **карусельных экспериментов**, проведенных Ричардом Хельдом и его коллегами для изучения развития пространственного поведения, направляемого зрительной системой.

До тех пор пока котята не начинали активно двигаться (т. е. приблизительно до 8–12-недельного возраста), их держали в темноте (Held & Hein, 1963). Затем котят объединяли в пары, и каждая пара ежедневно проводила три часа в освещаемом аппарате, называемом каруселью (рис. 11.10).

Условия, в которые помещался один котенок из подопытной пары, требовали от него *активных* движений (*A*), второй же был *пассивным* (*P*). На котенка *A* надевали упряжь, с помощью которой он, двигаясь по кругу, приводил в движение карусель, помещенную в цилиндр с полосатой внутренней поверхностью. Котенок *P* перемещался в своей корзинке пассивно: движения корзинки зависели исключительно от движений котенка *A*. Эксперимент был продуман так, чтобы оба члена такой пары получали одинаковые зрительные впечатления и моторную стимуляцию, но между котятами была и существенная разница: карусель была устроена

таким образом, что активность котенка *P* определялась (контролировалась) произвольной локомоторной активностью котенка *A*. Следовательно, условия проведения эксперимента обеспечивали обоим членам пары одинаковую визуальную и моторную стимуляцию, но котенок *A* совершал активные, произвольные движения, а котенок *P* перемещался пассивно. Обратите внимание на то, что котенок *P* не был полностью обездвижен: он мог поворачивать голову и перебирать лапами по дну корзинки. Однако в отличие от движений котенка *A* эти движения были бессистемными и функционально не связанными с изменениями входящей зрительной информации.

Для оценки влияния активного и пассивного движения на поведение котят их тестировали на: 1) изменение положения частей тела, связанное со зрительным стимулом (*visual placing*), — автоматическое, вызванное зрительным впечатлением вытягивание лапы вперед, аналогичное движению, совершаемому для предотвращения столкновения с приближающимся животным (подобное лумингу); 2) ***моргание*** как реакцию на приближающийся объект; 3) ***восприятие глубины***, определяемое по результатам испытаний на зрительно воспринимаемом обрыве.

Тесты всех трех типов выявили различия между активными и пассивными котятами. Такие реакции, как изменение положения частей тела и моргание, у пассивных котят заметно запаздывали, и на зрительном обрыве они продемонстрировали неспособность к восприятию глубины. Активные котята вели себя точно так же, как и котята, выросшие в нормальных условиях: они шли в сторону, противо-

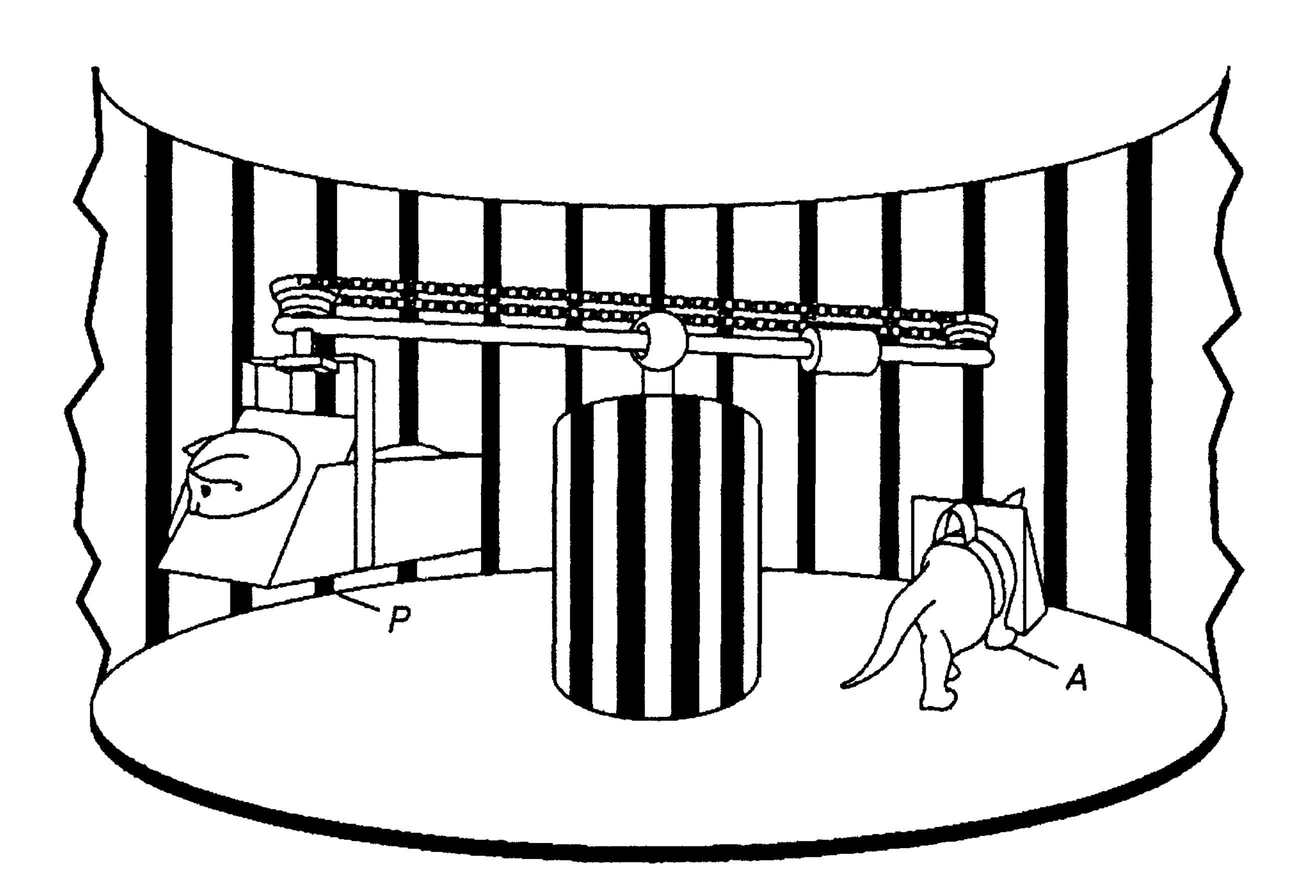


Рис. 11.10. Карусель–аппарат, использованный для изучения перцептивно-моторной координации у котят (вертикальный разрез)

Пассивный котенок (*P*) сидит в висящей корзинке, а на активного котенка (*A*) надета упряжь, приводящая в движение карусель. Двигаясь по кругу, активный котенок приводит в движение корзину и сидящего в ней пассивного котенка. В результате оба котенка получают одинаковые зрительные впечатления, но только зрительные впечатления активного котенка являются результатом его собственных движений. (*Источник*: Held & Hein, 1963)

положную обрыву, а пассивные шли то в сторону, противоположную обрыву, то на обрыв, и выбор направления был случаен.

Следовательно, одного пассивного двигательного опыта недостаточно для того, чтобы процесс формирования этих реакций проходил нормально. (Однако эти перцептивно-моторные проблемы пассивных котят удалось быстро устранить: после 48-часового пребывания в освещенном помещении, где пассивные котята могли свободно двигаться, они нормально прошли все тесты.)

Основной вывод, который можно сделать на основании этого исследования, заключается в следующем: если двигательный опыт и опыт визуального восприятия мира приобретаются не одновременно, а независимо друг от друга и если между ними нет надлежащей связи, нарушается нормальное развитие перцептивно-моторной координации. Следовательно, изменения визуальной стимуляции, происходящие одновременно с активными, произвольными движениями, имеют решающее значение для нормального развития перцептивно-моторной координации и пространственной активности, направляемой визуальной стимуляцией. Одного лишь изменения визуальной стимуляции мало для развития перцептивно-моторной координации: оно также требует, чтобы индивидуум совершал активные произвольные движения и наблюдал за последствиями этих движений. Результаты проводившегося параллельно исследования зрительно направляемой моторной активности обезьян (Bauer & Held, 1975; Held & Bauer, 1967) подтверждают выводы, сделанные на основании опытов с котятами. Что же касается младенцев, то изучение их поведения также свидетельствует о важности самопроизвольных движений для развития перцептивно-моторной координации, причем наибольшее значение имеют хватательные движения и движения, совершаемые ребенком при попытке дотянуться до чего-либо руками (White, 1969, White et al., 1964; Zelazo et al., 1972). Не вызывает сомнения, что для нормального развития перцептивно-моторной координации многим млекопитающим, включая и человеческих детенышей, необходимо видеть собственные активные движения, совершаемые этими частями тела.

Перцептивная адаптация к искаженной зрительной стимуляции

Изменчивость восприятия под влиянием систематического искажения стимуляции зрительной системы тесно связана с перцептивно-моторным развитием. Данный раздел посвящен системным искажениям, или нарушениям, обычных связей между физическим миром и нормальной оптической стимуляцией организма.

Типичным примером является человек, впервые надевший очки, прописанные ему врачом. В первые пару дней он может воспринимать мир в несколько искаженном виде и испытывать некоторые трудности с координацией, например когда нужно что-то положить на определенное место или дотянуться до какого-либо предмета, а также при выполнении движений, направляемых зрительной системой. Однако нормальная координация движений восстанавливается весьма быстро. Складывается такое впечатление, что зрительная система человека, который носит очки, легко приспосабливается, или *адаптируется*, к создаваемым ими искаже-

ниям, и мир, воспринимаемый через очки, кажется ему нормальным. (Так и должно быть, потому что основное назначение очков — повышение остроты зрения.) Общий механизм «перенастройки» называется **адаптацией** и считается некой формой научения или переучивания.

Изменчивость перцептивной системы заслуживает изучения по нескольким причинам. Во-первых, важно знать, в какой мере восприятие систематически реструктурируемой, или искажаемой, визуальной информации сохраняет способность направлять пространственные реакции. Помимо этого, изучение адаптивности перцептивно-моторной системы к системным пространственным смещениям может помочь выявить факторы, которые влияют на нормальное течение перцептивно-моторного развития и определяют его. И наконец, понимание того, как зрительная система адаптируется к постоянным искажениям стимуляции, может привести если не к полному пониманию механизмов, лежащих в основе всех проявлений адаптивности зрительной системы, то по крайней мере позволит высказать некоторые предположения на этот счет.

Адаптация к искажениям, создаваемым призмой

Как правило, изучение адаптации к искаженной стимуляции предполагает ношение испытуемыми оптических приспособлений, вызывающих контролируемые системные изменения или реструктурирование оптической стимуляции. По истечении определенного периода ношения этих приспособлений оценивается их влияние на выполнение испытуемым определенных перцептивно-моторных действий. Термином «оптические искажения» обозначаются такие искажения, которые создаются системами линз, вызывающими инверсию, реверсивное латеральное смещение и искривление контуров визуальных стимулов.

Одним из оптических приспособлений, используемых для создания стойких искажений, является клинообразная призма (рис. 11.11).

Эта клинообразная призма таким образом преломляет световые лучи, что воспринимаемые через нее объекты кажутся латерально смещенными по направлению к вершине. Говард (Howard, 1982) предложил простой способ, позволяющий человеку, надевшему призму и показывающему пальцем на определенный объект, испытать эффект латерального смещения. Как показано на рис. 11.12, вдоль края карты, лежащей горизонтально под подбородком испытуемого, расположен ряд цифр. Прикрыв один глаз и надев на второй призму, испытуемый смотрит через нее и в ответ на просьбу экспериментатора пальцем вытянутой руки указывает на одну из этих цифр.

Затем он опускает руку и указанная просьба повторяется, причем испытуемого просят несколько раз показать пальцем на одну и ту же цифру, называя цифры в произвольном порядке. Поначалу испытуемый постоянно совершает ошибки, однако вскоре движения его руки приобретают точность, т. е. испытуемый *адаптируется* к искаженному изображению. После того как достигнута адаптация и снята призма, первые несколько попыток показать пальцем на конкретную цифру оказываются неудачными: палец испытуемого направляется туда же, куда он ошибочно указывал сразу после надевания призмы.

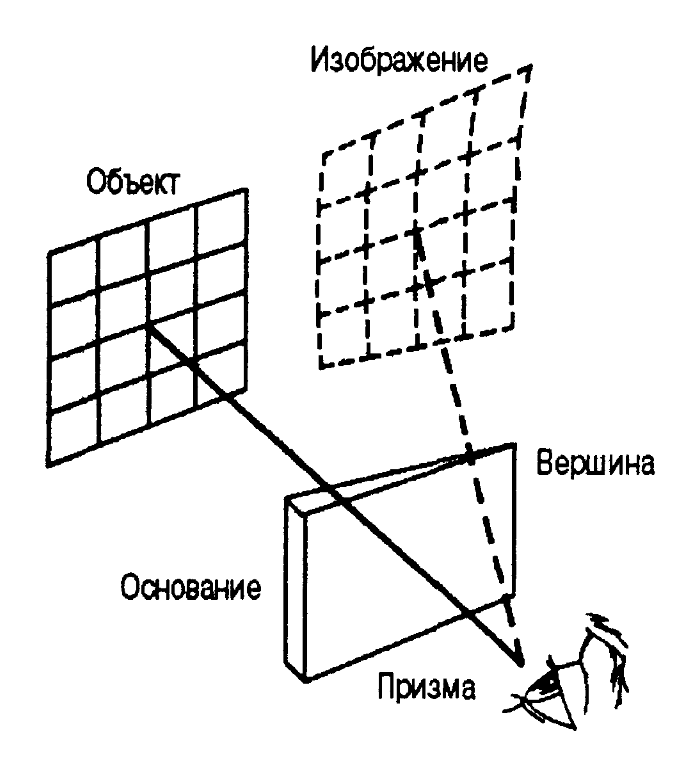


Рис. 11.11. Клинообразная призма и ее оптические свойства

Призма вызывает латеральное смещение поля зрения. Поскольку толщина призмы при переходе от основания к вершине уменьшается и изменяются углы падения световых лучей, поле зрения вблизи вершины призмы кажется смещенным и увеличенным в объеме, а у ее основания – сплюснутым Кроме того, вертикальные контуры стимулов оказываются искривленными, в первую очередь это относится к стимулам, воспринимаемым через ту часть призмы, которая примыкает к ее вершине. Ношение призмы влияет также на восприятие движения и цветовосприятие. Поскольку призма сильнее преломляет коротковолновые лучи, чем длинноволновые, края объектов, воспринимаемых через нее, имеют окрашенную кайму. И наконец, движения головы вверх-вниз при надетой призме создают впечатление возвратно-поступательного движения поля зрения, а латеральные движения головы – чередование его компрессии (сжатия) и экспансии (расширения). (*Источник*: Welch, 1986)

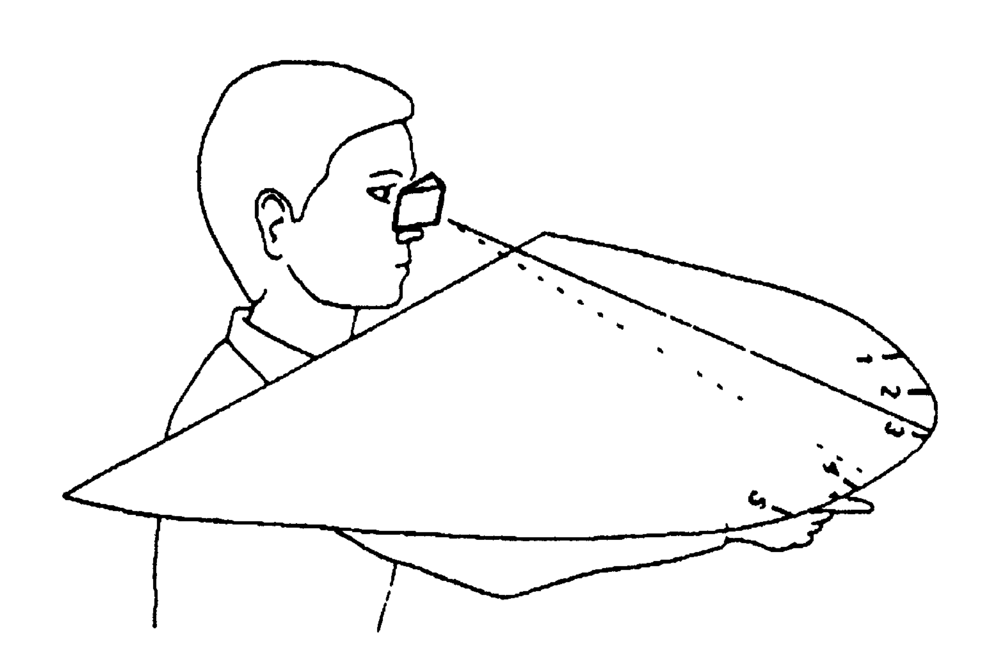


Рис. 11.12. Простой способ демонстрации адаптации к визуальной стимуляции, искаженной с помощью клинообразной призмы. Испытуемый показывает пальцем на определенный объект. (*Источник*: Howard, 1982, p. 493)

Адаптация к оптической инверсии и реверсированию

Хотя латеральное смещение, вызванное ношением призмы, поначалу и кажется чем-то необычным, в действительности оно выражено слабее, чем смещение, наблюдаемое в классических **экспериментах Стреттона** и **Кёлера**.

Эксперимент Стреттона. Эксперимент, который Джордж Стреттон провел более ста лет тому назад, заключался в том, что он носил специально сконструированное оптическое приспособление, которое переворачивало изображение (вызывало реверсирование изображения) как в вертикальном, так и в горизонтальном направлении. Испытуемый, а в данном случае им был сам Стреттон, видел все окружавшие его объекты смещенными и перевернутыми «с ног на голову» так, словно вся визуальная сцена была повернута на 180°. В своем отчете о проведенном экс-

перименте Стреттон написал, что на первых порах у него отмечались значительные нарушения перцептивно-моторной координации. Однако уже спустя несколько дней, в течение которых он постоянно носил оптическое приспособление, Стреттон назвал свое восприятие визуального мира более или менее нормальным и одновременно сообщил о том, что ему приходится делать меньше усилий для корректировки своих движений. По мере увеличения времени ношения искажающего оптического приспособления зрительное восприятие экспериментатора все более и более приближалось к нормальному (Stratton, 1897a, b). Стреттон пишет о том, что он в некотором роде адаптировался к своему новому визуальному миру, но по его отчету нельзя сказать, начал ли он действительно «видеть» мир таким, каков он есть на самом деле, или всего лишь научился автоматически соотносить свою перцептивно-моторную активность с миром, в котором все объекты латерально смещены и перевернуты «вверх ногами». Предположение, что Стреттон в известной мере приспособился к постоянно искаженному ретинальному изображению подкрепляется тем, что после снятия оптического приспособления имело место вре́менное искажение, или *отрицательное последействие*: когда оптическое приспособление было наконец снято, в течение непродолжительного времени мир казался ему немного искаженным, сдвинутым в сторону, противоположную той, в которую он был сдвинут оптическим приспособлением, а это значит, что произошла перцептивная «коррекция», соответствующая искажению, вызванному ношением оптического приспособления. Исследования, выполненные другими авторами, подтверждают результаты Стреттона (Ewert, 1930; Snyder & Pronko, 1952).

Эксперимент Кёлера. Иво Кёлер, изучавший адаптацию к различным формам оптических искажений, провел многочисленные эксперименты, условия которых были не столь жесткими, как условия экспериментов Стреттона (Kohler, 1962, 1964). Например, после 15-дневного ношения очков, через которые окружающие объекты воспринимались как собственные зеркальные отражения, один из его испытуемых сообщил следующее: «У меня такое впечатление, что я воспринимаю окружающее вполне адекватно. Например, дом, который я вижу через правое окно, на самом деле находится справа, а отдельные части автомобиля выглядят именно такими, какими воспринимаются на ощупь» (р. 154). Кёлер пишет о том, что на восемнадцатый день ношения очков появились «весьма парадоксальные впечатления. Приближающиеся к испытуемому пешеходы воспринимались им правильно (т. е. с той стороны, с какой они приближались к нему), но он видел их правые плечи справа от себя. Надписи на зданиях и рекламы по-прежнему воспринимались как зеркальные отражения, но положение самих зданий или рекламных щитов, воспринималось правильно. Регистрационные номера транспортных средств воспринимались в виде зеркальных отражений. Воистину странный мир!» (р. 155). После тридцатисемидневного ношения очков испытуемый написал следующее:

> Мое восприятие, включая и восприятие цифр и букв, почти совсем правильное. Например, при чтении в первую очередь нормально стали восприниматься наиболее привычные, часто употребляющиеся слова, а те слова, чтение которых требовало внимания, оставались перевернутыми... После интенсивной тренировки чтение зеркальных изображений стало таким привычным делом, а предшествующий опыт настолько отошел на второй план, что даже сама печать — если не очень фокусировать не ней внимание — уже не казалась странной (р. 160).

Складывается такое впечатление, что люди со временем приспосабливаются и адаптируются к оптически искаженной визуальной стимуляции. Это утверждение справедливо в той мере, в какой реверсирующая изображение оптическая система является источником хоть и искаженной, но системной и, по существу, вполне сохранной информации. По данным Кёлера, со временем испытуемые настолько адаптировались к пространственному реверсированию, что могли кататься на лыжах и велосипедах. Возможность адаптации к системному искажению визуальной стимуляции очевидна. Однако для окончательного вывода о том, что со временем ношение оптических приспособлений действительно изменяет зрительное восприятие, одних этих необычных исследований и их интригующих результатов явно мало. Иными словами, пока нет ответа на вопрос, воспринимается ли визуальный мир нормально после ношения приспособлений, оптически изменяющих ретинальное изображение.

Активное движение и адаптация

Адаптация к оптическому искажению ставит важный вопрос: какие условия и факторы необходимы для ее достижения? Иными словами, как наблюдатель должен взаимодействовать с искаженной оптической стимуляцией, чтобы адаптироваться к ней? Рассказывая об опыте с каруселью, мы подчеркнули, что необходимым условием развития нормальной перцептивно-моторной активности котят являются их активные движения. Не исключено, что и *адаптация* тоже определяется стимуляцией, являющейся результатом совершаемых самим человеком *активных движений*. Природу источника такой стимуляции, которая способствует достижению адаптации, прояснил ряд экспериментов, в ходе которых оптические изменения не были столь глубокими, как в опытах Стреттона и Кёлера.

Хелд и его коллеги, изучавшие сравнительную эффективность активных и пассивных движений в достижении адаптации к искаженной визуальной стимуляции, проводили опыты, в которых участвовали взрослые люди (Held & Gottlieb, 1958; Held & Hein, 1958; Held & Schlank, 1959) В одном из таких опытов испытуемые наблюдали за движениями своих рук через клинообразную призму, вызывающую латеральное смещение изображения (см. рис. 11.12). Участники эксперимента, входившие в *активную* группу, наблюдали за своей рукой, двигая ею из стороны в сторону, а участники эксперимента, входившие в *пассивную группу*, наблюдали за своей рукой, приводимой в движение экспериментатором. Сразу же после окончания опыта испытуемых из обеих групп просили выполнить простое задание — показать пальцем на углы квадрата.

Только участники эксперимента, входившие в активную группу и совершавшие активные движения рукой, справились с этим заданием: они внесли правильную поправку на смещение изображение, т. е. продемонстрировали адаптацию к искажению стимуляции призмой. Иными словами, только члены активной группы точно указали на углы квадрата — стимула, ретинальное изображение которого было латерально смещено. Следовательно, хотя все члены обеих групп, активной и пассивной, получали одинаковую визуальную стимуляцию — наблюдали за движениями руки, — когда эти движения навязывались испытуемым, т. е. были пассивны-

ми, и отсутствовала обратная сенсорная связь, характерная для активных движений, одной визуальной информации оказалось недостаточно для адаптации.

Адаптация и отрицательное последействие. Адаптация к искажениям, вызываемым ношением призмы, после ее снятия может вызвать связанные с этим ношением эффекты последействия. После того как члены активной группы адаптировались к искаженной стимуляции и сняли призмы, в течение непродолжительного времени им казалось, что окружающие их объекты латерально смещены в направлении, противоположном оптическому смещению, вызванному призмой. Иными словами, ношение призмы членами активной группы вызвало временное, но поддающееся измерению *отрицательное последействие* (об этом явлении, правда в другом контексте, мы уже рассказывали и в главах 4 и 5, и в этой главе при описании эксперимента Стреттона). Отрицательное последействие можно рассматривать как продолжение влияния адаптации, проявляющееся и в условиях нормального ви́дения. Однако эта постэкспериментальная ошибка, или отрицательное последействие, вызванное ношением призмы, — временное явление, которое постепенно ослабевает (хотя при повторном ношении такой же призмы возможна и более устойчивая неярко выраженная остаточная адаптация; см. Welch et al., 1993).

Адаптации и отрицательному последействию, являющимся результатом ношения искажающей призмы, способствуют не только движения конечностей, но и движения, совершаемые всем телом (Hay, 1981; Held & Bossom, 1961). В одном из экспериментов испытуемые носили клинообразные призмы, смещавшие ретинальное изображение на 11° влево. Активная группа без посторонней помощи совершала часовую прогулку на свежем воздухе. Каждого члена пассивной группы в течение того же времени и по той же дороге везли в инвалидном кресле. Логика экспериментаторов заключалась в следующем: если адаптация к призме пройдет успешно, испытуемый должен со временем воспринимать смещенное влево ретинальное изображение как изображение объекта, находящегося прямо перед ним. Следовательно, когда после наступления адаптации призмы будут сняты, испытуемый, которого попросят показать пальцем прямо перед собой, укажет на точку, смещенную на 11° *вправо* (т. е. продемонстрирует отрицательное последействие). Результаты, полученные в этом опыте, подтвердили ранее полученные результаты тех экспериментов, в которых адаптация достигалась с помощью движений руки: адаптация и постэкспериментальное отрицательное последействие наблюдались только у членов активной группы.

Адаптация и перцептивно-моторная корреляция. Важнейшим аспектом активного движения в этих и во многих аналогичных экспериментах является *системная* и *устойчивая* связь оптического смещения и движения конечности или всего тела. Должна существовать *корреляция* между оптической стимуляцией и моторной реакцией на нее. Иными словами, необходима стабильная причинно-следственная связь между конкретным движением и его визуальной «поддержкой», причем степень искажения обратной визуальной связи не имеет значения (Welch, 1986). В условиях, при которых сигналы от моторной системы совершенно не зависят от визуальной обратной связи, адаптация невозможна. Если сенсорная реакция окружающей обстановки не соответствует активным действиям индивидуума по отно-

шению к этой обстановке (подобная ситуация называется **декоррелированной обратной связью**), адаптация невозможна. Как правило, возникновение декоррелированной обратной связи является свидетельством нестабильности внешней среды: подобное возможно, например, в невесомости, когда мускульные движения астронавтов не вызывают соответствующих движений тела, при некоторых неврологических расстройствах, вызванных блокировкой или нарушением афферентной или эфферентной нервной трансмиссии, или в тех случаях, когда все движения тела совершаются под воздействием внешних усилий. К счастью, в реальной жизни подобные ситуации редки.

Повреждение мозга в результате инсульта представляет собой одно из тех поражений центральной нервной системы, при которых, несмотря на существенное нарушение сенсомоторной координации, возможна последующая нейронная реабилитация. Интересным примером того, что способность адаптироваться к искаженной оптической стимуляции может принести практическую пользу, являются больные, перенесшие правосторонний инсульт, результатом которого стала утрата значительной части нейронов левого полушария, обрабатывавших пространственную информацию, и/или паралич левой половины тела. Известно, например, что опыт адаптации к искажениям визуальной стимуляции (латеральное смещение поля зрения на 10° вправо, см. рис. 11.12) приводит к незначительному и временному улучшению состояния левой половины тела (Rossetti et al., 1998). Несмотря на то что причины этого улучшения пока неясны, можно предположить, что попытка адаптироваться к искаженной оптической стимуляции может способствовать восстановлению некоторых нейронных структур, пострадавших в результате инсульта. Не исключено также, что в основе этого улучшения лежит естественная тенденция мозга компенсировать оптическое искажение и вызванные инсультом потери за счет введения в действие не пострадавших от болезни, прежде «дремавших» резервных нейронных процессов.

Чтобы понять роль активных движений в адаптации, необходимо ответить на ряд вопросов. Например, что именно изменяется при наступлении адаптации к системному оптическому искажению? Происходит ли адаптация визуального аппарата или человек приобретает контроль над положением своего тела в пространстве так называемым «позиционным чувством» (*position sense*)? Какова ее природа — когнитивная или сенсорная? Некоторые исследователи полагают, что адаптация связана с приобретением контроля над «позиционным чувством» (Harris, 1965, 1980; см. также Batista et al., 1999). Например, испытуемые, носившие реверсирующие линзы, ощущали свои руки и ноги именно в том положении, в каком видели их через линзы. Иными словами, ощущение положения тела (позы) согласуется с информацией, получаемой зрительной системой.

Что делает активное движение эффективным в достижении перцептивно-моторной адаптации? Возможно, отчасти то, что в целом активные испытуемые оказываются «более простимулированными»: для того, чтобы пользоваться своей зрительной системой, пассивным испытуемым не хватает мотивации, в результате чего уровень их стимуляции оказывается ниже уровня стимуляции активных испытуемых.

Вторым фактором, влияющим на адаптацию, является то, что активные движения, совершаемые в ответ на оптическое искажение, в отличие от пассивных движений дают больше непосредственной информации о несоответствии между тем, что человек видит, и другими его ощущениями (Lackner, 1977). Иными словами, обратная связь, обеспечиваемая активными движениями, немедленно дает человеку непосредственную информацию о степени и направлении смещений, которая, в свою очередь, может стать основой для корректировок или для усвоения новой зависимости. Таким образом, из подобной трактовки следует, что решающее значение для адаптации имеет обратная связь, обеспечивающая человека информацией о несоответствии совершаемого им движения и его последствий.

Активные движения — источник корректирующей обратной связи, указывающий направление и степень ошибки, являющейся следствием предъявления человеку оптически искаженного визуального дисплея; они играют решающую роль в приобретении перцептивно-моторных навыков и в их использовании на практике (Keele, 1986). Следовательно, чем больше информации о природе ошибки получает наблюдатель, тем лучше его перцептивно-моторная адаптация к оптическому искажению.

Сравнительное изучение адаптации

Способность адаптироваться к оптическому искажению свойственна не только людям. После восьмидневного ношения линз, вызывающих инверсию изображения, обезьяны приспосабливают некоторые свои движения к новым условиям (Foley, 1940). По данным Боссома и Гамильтона, адаптация обезьян к латеральному смещению наступает через два дня (Bossom & Hamilton, 1963). Способностью адаптироваться к смещению изображения обладают также кошки (Howard & Templeton, 1966) и цыплята (Rossi, 1968, 1969). Росси нашел, что цыплята, которым линзы, латерально смещающие изображение, были надеты сразу после того, как они вылупились из яиц, адаптируются к ним за восемь дней. Особый интерес представляет адаптация к стойкому оптическому искажению амбарной совы — птицы, ведущей преимущественно ночной образ жизни, незаурядные охотничьи способности которой основаны на точной локализации источника звука. После некоторого периода активного ношения призматических линз, зрительно смещающих кажущееся местоположение источника звука на 23° вправо, сова вскоре научилась таким образом управлять своей реакцией на звук, адаптировавшейся к смещению поля зрения, что через призмы правильно определяла местоположение источника звука (Brainard & Knudsen, 1998).

Однако адаптация к оптически смещенному полю зрения не беспредельна. В связи с обсуждением этого вопроса для нас особенно интересны те исследования, в которых весьма существенные изменения пространственного восприятия земноводных были достигнуты в результате хирургического вмешательства в их зрительную систему. В ходе одного из этих исследований, проведенных Роджером Сперри, лауреатом Нобелевской премии в области физиологии, в результате хирургического вмешательства глазные яблоки лягушки были повернуты на 180° (Sperry, 1951). Оптическим результатом подобной операции явилось смещение изображения как по вертикали, так и по горизонтали. Тестирование прооперированных

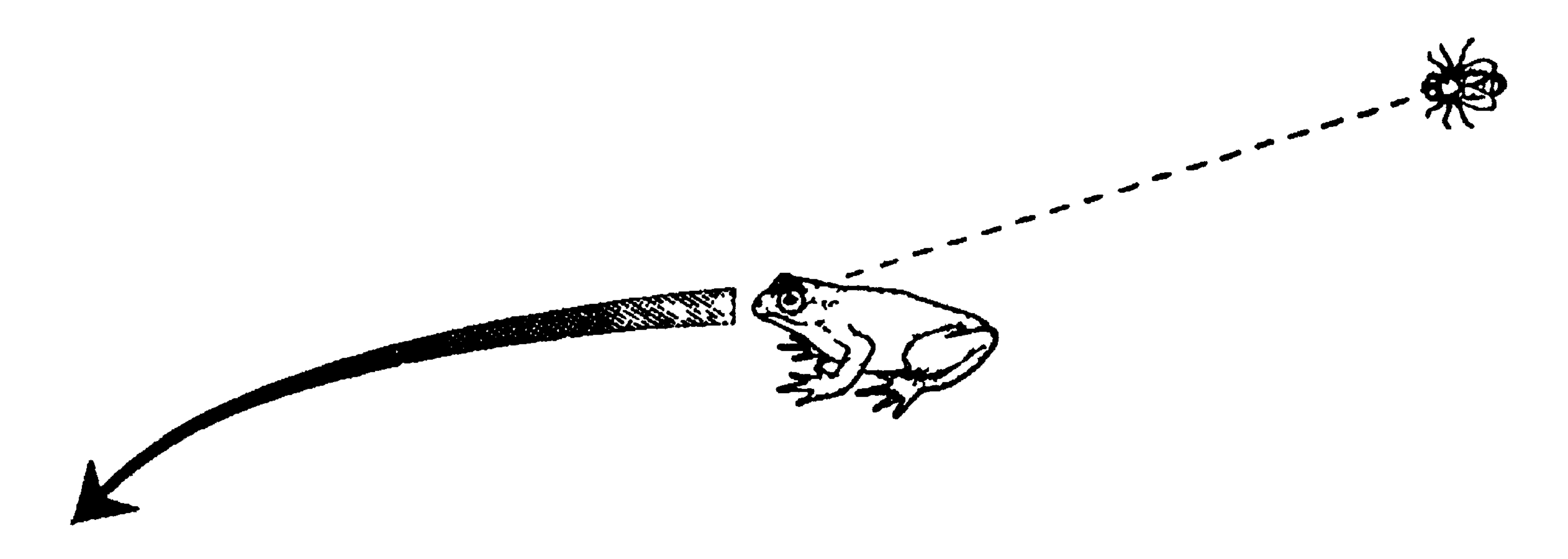


Рис. 11.13. Ошибочная пространственная локализация объекта лягушкой после изменения положения ее глазных яблок хирургическим путем

Лягушка, глазные яблоки которой повернуты на 180°, прыгает в точку пространства, диаметрально противоположную той, в которой находится объект (муха) Практический опыт не устраняет этой ошибочной реакции (*Источник* Sperry, 1951)

лягушек на локализацию объектов показало, что они вели себя точно так же, как и люди, впервые надевшие инвертирующие линзы на перемещение объекта (мухи) в одном направлении лягушка отвечала движением в диаметрально противоположном направлении (рис. 11.13).

Однако в отличие от адаптации, которая наступает у млекопитающих и птиц в результате системных искажений визуальной стимуляции, неправильные и очевидно малоадаптивные реакции лягушки (в данном контексте слово «неправильные» означает, что, соответствуя ретинальным изображениям стимулов, они не соответствуют их реальному положению в пространстве) устойчивы и не корректируются практикой

Филогенетические различия в адаптации свидетельствуют о том, что не все биологические виды способны извлечь пользу из той обратной связи, которую обеспечивает систематическая перцептивно-моторная активность. Тоб предположил, что адаптация к оптически искаженной стимуляции включает уникальную форму научения восприятию видоизмененного визуального пространства (Taub, 1968; см. также Bedford, 1989) Если это так и если в адаптации действительно центральную роль играет некая форма научения, то из этого следует, что филогенетические различия в адаптации к оптическому смещению могут отражать филогенетические различия в способности к научению тому, без чего адаптация невозможна. Нельзя утверждать, что этот тезис абсолютно верен, но есть достаточно оснований считать, что млекопитающие (и птицы) обладают способностью к научению, необходимой для адаптации к системным оптическим искажениям, а земноводные и, возможно, представители низших биологических видов — нет.

Зрение и старение

Большинство перцептивных процессов и способностей, описанных в данной главе, развиваются в первые годы жизни человека, и их формирование завершается довольно рано. Однако с годами — и прежде всего в среднем и в пожилом возрас-

те — некоторые зрительные способности снижаются. Причиной этого может быть и естественное влияние старения, и болезни, которые чаще поражают людей преклонного возраста.

Глаз и старение

Причиной возрастного ослабления зрения может быть снижение эффективности некоторых структурных элементов глаза, в частности роговицы, зрачка, хрусталика и окуломоторных мышц. Известно, что впервые эти изменения дают о себе знать между 35 и 45 годами. Как уже отмечалось в главе 3 при описании *пресбиопии*, с возрастом хрусталик становится менее эластичным. Отчасти это связано с тем, что он образован такими же эпителиальными клетками, что и клетки, входящие в состав волос, ногтей и кожи и растущие на протяжении всей жизни человека. Однако в отличие от кожи или ногтей хрусталик не может освобождаться от избытка клеток, а потому с годами он становится более плотным и менее гибким. Основным последствием утраты хрусталиком своей эластичности является уменьшение его способности к *аккомодации*, т. е. хрусталик утрачивает способность изменять свою форму и фокусироваться на близко расположенных объектах. Кроме того, с возрастом хрусталик желтеет и начинает играть роль фильтра, поглощающего часть света и уменьшающего тем самым количество света, достигающего сетчатки. А поскольку желтый фильтр абсорбирует коротковолновые лучи сине-зеленой части спектра, уменьшается чувствительность зрительной системы к поверхностям, отражающим коротковолновый свет.

Катаракта. Хрусталик подвержен возрастному заболеванию, называемому **катарактой**. Катаракта — это помутнение обычно прозрачного хрусталика, в результате которого он утрачивает свою способность пропускать свет к сетчатке. В крайних случаях проявления этого недуга зрачок, обычно черный, становится желтоватым или белым. Влияние катаракты на зрение проявляется прежде всего в уменьшении остроты последнего и в размытости визуальной картины. Известны разные типы катаракты, которая может возникать в любом возрасте (катаракта может быть даже врожденной). Однако наиболее распространенной формой катаракты является так называемая *старческая катаракта*, которая обычно развивается в течение многих лет и часто поражает пожилых людей. Установлено, что более половины людей старше 65 лет имеют старческую катаракту одного или обоих глаз. Хотя точные причины возникновения катаракты неизвестны, длительное воздействие ультрафиолетовых солнечных лучей увеличивает риск заболевания (Taylor et al., 1988). К счастью, в подавляющем большинстве случаев катаракта успешно излечивается хирургическим путем.

Старческий (сенильный) миоз. С возрастом снижается способность зрачка адекватно реагировать на изменение освещенности, и при плохом освещении он расширяется не полностью (Mayer et al., 1988). Максимально раскрытый зрачок пожилого человека может быть более чем в два раза меньше максимально раскрытого зрачка юноши, что значительно уменьшает количество света, достигающего сетчатки. Уменьшение раскрытия зрачка в пожилом возрасте называется **старческим (сенильным) миозом**. Кроме того, с возрастом зрачок начинает медленнее

реагировать на изменение освещенности: он медленнее расширяется и медленнее сужается. В соответствии с этим пожилым людям требуется больше времени, чтобы приспособиться как к яркому, так и к плохому освещению.

Сетчатка и старение

Влияние старения испытывают не только такие элементы глаза, как хрусталик или зрачок, но и фоторецепторы сетчатки. Сетчатка страдает прежде всего из-за ухудшения общего кровообращения и повышенного артериального давления, связанных с возрастом. Кроме того, пожилые люди более подвержены некоторым заболеваниям сетчатки. Особенно заметными возрастные изменения сетчатки становятся между 55 и 65 годами.

Макулярная дегенерация (макулярная дистрофия, или **макулодистрофия).** Наиболее серьезным возрастным заболеванием сетчатки, поражающим преимущественно пожилых людей, является **макулярная дегенерация** (иногда ее также называют *сенильной*, или *старческой*, *макулярной дегенерацией*, а также *макулярной дистрофией*, или *макулодистрофией*) — основная причина резкого снижения зрения и полной слепоты людей старше 50 лет, превратившая в тяжелых инвалидов по зрению около 2 миллионов человек (Schachat, 1995). Это заболевание вызывает перерождение *макулярного* участка сетчатки (ее центральной части, включающей также и центральную ямку), ответственного за остроту зрения, и у человека остается лишь периферическое зрение. Результатом этого недуга являются искажение, размывание и неотчетливость изображений визуальных стимулов на центральной части сетчатки, значительно снижающие возможности человека выполнять работу, связанную с «близким зрением». Болезнь развивается постепенно, и в конце концов острота зрения больного значительно снижается, достигая величины от 20/50 до 20/100 или опускаясь еще ниже. (Обратите внимание на то, что официально инвалидом по зрению признается человек, острота зрения которого равна 20/200 или менее.) Человек с подобной остротой зрения видит настолько плохо, что может читать лишь с помощью очень сильной лупы (см. Grunwald, 1999 — рассказ больного, страдающего макулодистрофией, о своем недуге).

Глаукома. Одним из наиболее распространенных глазных заболеваний и основной причиной слепоты людей среднего и старшего возраста является **глаукома**. Установлено, что 2 человека из 100 старше 35 лет принадлежат к группе риска и что ежегодно более 50 000 человек будут терять зрение из-за глаукомы. Глаукома является следствием очень медленного повышения давления жидкости (так называемого *внутриглазного давления*) в глазном яблоке, которое, если не принимать соответствующих мер, может в конечном итоге привести к необратимому повреждению зрительного нерва. Глаукома преимущественно проявляется в резком уменьшении величины поля зрения (обычно это уменьшение сопровождается появлением «слепых» пятен и утратой периферического зрения) и остроты зрения. Хотя повреждение зрительного нерва, вызванное глаукомой, необратимо и утраченное зрение не может быть восстановлено, важно диагностировать глаукому на ранних стадиях (для этого частью обычной проверки зрения должно стать измерение внутриглазного давления). Правильное лечение может понизить давление, предотвратить дальнейшее повреждение зрительного нерва и сохранить имеющееся у боль-

ного зрение. Есть свидетельства в пользу генетического характера глаукомы, а это значит, что люди, чьи родственники страдают глаукомой, должны быть особенно внимательны к своему зрению.

Диабетическая ретинопатия. Среди пожилых людей немало больных сахарным диабетом (болезнью обмена веществ, связанной с недостатком в организме инсулина), многие из которых страдают и **диабетической ретинопатией** — заболеванием сетчатки, которое проявляется в хрупкости кровеносных сосудов и в возникающих вследствие этого локальных кровоизлияниях. Результатом этих кровоизлияний являются гематомы, которые затрудняют, а нередко и вовсе блокируют доступ света к сетчатке. Перцептивными последствиями диабетической ретинопатии являются постепенное размывание и искажение ретинального изображения и значительное уменьшение возможности заниматься работой, требующей «близкого зрения», и читать. По данным Американской академии офтальмологии, по мере увеличения «диабетического стажа» больного его риск заболеть диабетической ретинопатией увеличивается. Очень важна ранняя диагностика этого недуга, поскольку упущенное время чревато значительным ослаблением зрения и даже полной слепотой.

Солнечная ретинопатия. Если на протяжении всей своей жизни человек время от времени, но подолгу бывает на солнце, например активно загорает, он вполне может получить ожог центральной ямки, результатом которого может стать значительное снижение остроты зрения и *скотома.* (Скотома — локализованный слепой участок поля зрения, никак не связанный со слепым пятном, создаваемым диском зрительного нерва и описанным в главе 3. См. рис. 3.12). Солнечная ретинопатия не обязательно связана с возрастом. Нередко она становится следствием длительного преднамеренного (или непреднамеренного) пребывания на солнце, например, она может возникнуть после наблюдения солнечного затмением без солнезащитных очков. (Именно поэтому данную патологию иногда называют «ретинопатией солнечного затмения».)

Острота зрения и старение

С возрастом функция зрительной системы ослабевает, причем особенно снижается острота зрения (Kline & Schieber, 1981; Pollack, 1978). Совместное влияние утратившего свою эластичность, пожелтевшего хрусталика, уменьшенного зрачка и напряжения глаз, имевшего место на протяжении всей жизни человека, как правило, проявляется в значительном снижении остроты зрения (которое в большинстве случаев компенсируется корригирующими очками). Стоит лишь вдуматься в приводимые ниже слова Секулера и Блэйка, чтобы понять, что в этом нет ничего удивительного: «К 60 годам наши глаза уже успели воспринять больше световой энергии, чем выделяется при ядерном взрыве» (Seculer & Blake, 1987, p. 51).

Есть доказательства того, что с возрастом понижается эффективность восприятия определенных свойств визуальных стимулов. Используя для оценки остроты зрения и выявления патологии глаз решетчатые паттерны, специалисты пришли к выводу, что чувствительность к паттернам с высокой пространственной частотой с возрастом уменьшается, а чувствительность к паттернам с низкими пространственными частотами (т. е. образованным широкими полосами) остается практи-

чески неизменной на протяжении всей взрослой жизни (Crassini et al , 1988; Owsley et al., 1983). Более того, установлено, что чувствительность к движущимся решетчатым объектам независимо от их пространственной частоты с возрастом тоже снижается (Owsley et al., 1983, Secuter et al., 1980).

Снижение сенсорно-перцептивных способностей, сопровождающее старение, может иметь серьезные последствия для определяемых зрением возможностей пожилых людей. Снижение чувствительности к высоким пространственным частотам и к движущимся объектам может негативно сказаться на способности человека успешно справляться с обыденными, но чрезвычайно важными видами деятельности, которые требуют распознавания мелких деталей и восприятия динамичных событий (например, вождение автомобиля). Не исключено, что оно может повлиять и на способность пожилого человека фиксировать собственное тело в определенном положении. Одно практическое последствие, важность которого очевидна, касается безопасности дорожного движения и восприятия дорожных знаков из движущегося транспортного средства. установлено, что молодые водители различают дорожные знаки на расстоянии, которое на 24 % превышает расстояние, с которого их видят пожилые люди (Evans, Ginsburg, 1982). Ведущие активный образ жизни люди преклонного возраста должны помнить о том, что с годами острота зрения неумолимо снижается, а это чревато проблемами, подчас даже опасностями в нашем динамичном и перенасыщенном всевозможной техникой мире.

Выводы

В этой главе мы рассказали о происхождении и развитии зрительного восприятия и о влиянии на развитие сенсорной системы и перцептивных способностей как средовых (научение), так и биологических (врожденных) факторов. Основываясь преимущественно на результатах изучения последствий депривации (например, монокулярной депривации) или искажения визуального опыта новорожденных животных, мы пришли к выводу о том, что характер визуальной стимуляции оказывает весьма заметное влияние на кортикальную физиологию. Более конкретно эта мысль может быть выражена следующим образом: селективная визуальная стимуляция, перенасыщенная стимулами одного вида и полностью лишенная стимулов другого вида, в критический для развития зрительной системы период способна изменить и разрушить организацию кортикальных нейронов, рецептивные поля и функциональные нейронные связи зрительной системы. Мы также рассказали о влиянии селективной и аномальной ранней стимуляции (например, астигматизма) на возникновение и развитие таких дефектов зрения человека, как амблиопия, страбизм и стереослепота, и на его кортикальную физиологию.

Вопрос о перцептивном развитии человека был рассмотрен на примере двух клинических эпизодов, связанных с восстановлением зрения: объектами изучения были взрослые люди, которые большую часть своей жизни были слепыми и получили возможность видеть благодаря хирургическому вмешательству. Основываясь на результатах этих клинических исследований, мы высказали предположения о роли практического опыта в формировании константности восприятия и в развитии нормального пространственного восприятия.

Новорожденный младенец способен реагировать на окружающий мир вполне адекватно. Изучение восприятия у новорожденных включало изучение фиксации взгляда и беглого, сплошного обследования визуальной обстановки (*scanning*), восприятия формы и паттерна и восприятия лиц людей. Что же касается цветового зрения младенцев, то мы представили доказательства того, что способность воспринимать цвета формируется в течение первых месяцев жизни и что 4-месячные младенцы воспринимают синие, зеленые, желтые и красные цветовые тона так же, как их воспринимают взрослые люди.

Обсуждая вопрос о развитии остроты зрения, мы пришли к выводу о том, что хоть острота зрения новорожденных и невелика, в течение первого года жизни она быстро прогрессирует. В этом же подразделе был обсужден и вопрос о происхождении эффекта наклона — большей остроты зрения при восприятии горизонтально и вертикально ориентированных паттернов и линейных сегментов, чем при восприятии стимулов с диагонально ориентированными паттернами, — и было высказано предположение о том, что этот феномен нуждается в более глубоком изучении.

В разделе, посвященном развитию пространственного восприятия, отражены следующие вопросы: восприятие глубины, луминг (реакция на приближающийся объект и стремление избежать столкновения с ним), пикторальное восприятие и константность восприятия. Мы пришли к выводу, что младенцы в возрасте 6–7-месяцев уже обладают основными способностями, необходимыми для восприятия пространства. Мы также рассказали о восприятии младенцами комплексной аудиовизуальной стимуляции и эмоций, выраженных мимически и интонационно, а также о распознавании ими голосов.

Далее мы рассказали о том, как представители разных биологических видов приобретают навыки перцептивно-моторной координации и как у них развивается способность действовать в соответствии с получаемой визуальной информацией. Мы представили обзор результатов различных исследований, в том числе результаты «карусельного эксперимента», включающего визуальную депривацию животных и последующее изучение роли активных движений. Вывод, к которому мы пришли на основании этого эксперимента, заключается в следующем: без активных движений невозможно нормальное развитие перцептивно-моторной координации и способности адекватно реагировать на визуальную стимуляцию.

Мы также рассказали об адаптации к системным искажениям оптической стимуляции (к оптической инверсии, реверсированию и латеральному смещению, создаваемым искажающими линзами и призмами) и о ее отрицательных последействиях. Было отмечено, что в адаптации испытуемых важную роль играют их активные движения, однако ни Стреттон, ни Кёлер, которые принадлежат к числу первых исследователей этой проблемы, не обратили на них должного внимания. Сравнительное изучение адаптации к стойким оптическим искажениям позволило высказать предположение, что в этом процессе определенную роль играет некая уникальная форма научения. Результаты изучения адаптации представителей разных биологических видов свидетельствуют о том, что млекопитающие и птицы, возможно, обладают способностью к такому научению, а земноводные — нет.

Заключительный раздел главы посвящен влиянию старения на зрительную систему. Мы описали некоторые возрастные изменения и патологии хрусталика

и радужки (зрачка), снижающие зрительную функцию. К ним относятся: катаракта хрусталика и сенильный (старческий) миоз радужки. Мы также отметили, что с возрастом риск нарушения зрительной функции и глазных болезней, особенно патологий сетчатки, увеличивается. В связи с этим мы кратко описали макулярную дегенерацию (макулярную дистрофию, или макулодистрофию), глаукому и диабетическую ретинопатию Возраст более всего сказывается на остроте зрения. Например, зрение пожилых людей значительно менее чувствительно к решетчатым паттернам с высокой пространственной частотой и к движущимся стимулам, чем зрение молодых людей.

Ключевые слова

Адаптация
Амблиопия вследствие стимульной депривации, или амблиопия вследствие анопсии
Восстановленное зрение
Габитуация
Глаукома
Декоррелированная обратная связь
Диабетическая ретинопатия
Карусельные эксперименты
Катаракта
Критический период
Луминг
Макулярная дистрофия (макулярная дегенерация, или макулодистрофия)
Меридиональная амблиопия
Метод зрительных предпочтений
Монокулярная депривация
Нативизм/эмпиризм
Перцептивно-моторная координация
Сенильный (старческий) миоз
«Средовая хирургия»
Страбизм (косоглазие)
Эксперимент Келера
Эксперимент Стреттона
Эффект наклона

Вопросы для проверки усвоения материала

1. В чем — применительно к изучению формирования ощущений и восприятия — заключается разница между нативизмом и эмпиризмом? Есть ли какие-либо общие представления о роли научения как антипода врожденных факторов, которые могли бы привести к разрешению противоречий между этими подходами? Считаете ли вы эту дискуссию полезной?
2. Обобщите данные о влиянии сенсорной депривации на развитие зрительной системы. В какой мере аномальная или селективная визуальная стимуляция способна повлиять на зрительную систему и на ее кортикальную организацию? Отвечая на этот вопрос, учтите влияние монокулярной депривации и представление о существовании определенного этапа развития рецептивных полей, называемого критическим периодом.
3. Что такое «средовая хирургия»? Как с ее помощью можно продемонстрировать роль раннего визуального опыта в развитии оптической системы? Расскажите о некоторых экспериментах. Какова роль критического периода в формировании перцептивных способностей?

4. Что такое амблиопия? Какую роль в развитии меридиональной амблиопии может играть ранний астигматизм? Почему страбизм может стать причиной стереослепоты?
5. Обобщите результаты клинического изучения случаев восстановления зрения у взрослых пациентов. Какую информацию для понимания сущности процессов восприятия и их развития они дают?
6. Расскажите о способности младенцев к беглому осмотру визуального пространства (*scanning*) и к фиксации взгляда. Какие тенденции характерны для обеих этих способностей? Какие особенности стимулов наиболее привлекательны для младенцев? На каких стимулах чаще всего фиксируют взгляд младенцы?
7. Какой метод называется методом зрительных предпочтений? Какие перцептивные способности можно оценить с его помощью?
8. Почему младенцы отдают предпочтение лицам людей? Как с возрастом изменяется их фиксация на лицах? Какие общие тенденции существуют в развитии этого предпочтения и в развитии распознавания изображений, похожих на лица людей?
9. Докажите, что младенцы имеют цветовое зрение и воспринимают цветовые тона точно так же, как и взрослые. Опишите использование габитуации при изучении цветового зрения младенцев и обобщите данные о его возрастных изменениях.
10. Какова острота зрения младенцев? Как она изменяется в течение первого года жизни ребенка? Что такое«эффект наклона» и почему он возникает?
11. Обобщите результаты изучения восприятия глубины младенцами. Как развитие такого чувства, как страх перед высотой, связано с восприятием глубины? Какую роль в формировании страха перед высотой играет двигательный опыт?
12. Что такое луминг и как можно доказать существование этого явления? Как луминг проявляется у представителей разных биологических видов и как он зависит от возраста? Каково функциональное значение луминга?
13. Расскажите о том, как младенцы обрабатывают и обобщают визуальную и аудиальную информацию о событиях, происходящих в одно и то же время и в одной и той же точке пространства. Расскажите о способности младенцев соотносить мимическое и интонационное выражение эмоций.
14. Обобщите результаты исследований, свидетельствующие о важности сенсорной обратной связи, получаемой в результате самостоятельно выполняемых, активных движений, для развития перцептивно-моторной координации и поведения, направляемого зрительной системой. Обобщите результаты карусельного и аналогичных ему экспериментов.
15. Что является необходимым условием адаптации к искажениям оптической стимуляции? Почему важны системные и стойкие искажения стимуляции?
16. Рассмотрите возможность нормального восприятия инвертированного оптической линзой поля зрения. В какой мере такая возможность связана

с приобретенными в младенчестве поведенческими навыками, направляемыми зрением, и их развитием?

17. Как с помощью клинообразной призмы можно продемонстрировать адаптивность зрительной системы? Отвечая на этот вопрос, расскажите также и о том, почему после снятия призмы, ношение которой привело к адаптации, возникает кратковременное явление, называемое отрицателным последействием, т. е. почему поле зрение кажется смещенным в направлении, обратном тому, в котором оно было смещено сразу после надевания призмы.
18. Почему активные движения, выполняемые самим испытуемым, важны для его адаптации к искажению, вызываемому призмой? В какой мере представители разных биологических видов способны адаптироваться к оптическому искажению? Какую роль в адаптации к стойкому оптическому искажению играет научение?
19. Как старение организма влияет на зрительную систему? Как с возрастом изменяются хрусталик и зрачок? Как старение сказывается на зрительных процессах? Принимая во внимание такие возрастные заболевания, как катаракта, пресбиопия, сенильный миоз, макулодистрофия и глаукома, расскажите о влиянии возраста на остроту зрения.

ГЛАВА 12

Слуховая система

Эта и две последующие главы посвящены слуху и аудиальной системе. По степени изученности слуховая система уступает лишь визуальной, и между взаимодействиями индивидуума с внешней средой, возможными благодаря этим двум сенсорно-перцептивным системам, много общего. Слух — уникальный источник жизненно важной информации о том, что происходит в непосредственной близости от нас, а аудиальная система — одна из самых «бдительных» сенсорно-перцептивных систем: она всегда начеку и в любой момент готова к восприятию звуковых сигналов. Воистину мир, в котором мы живем, наполнен звуками. Прислушайтесь на мгновение к тем звукам, которые окружают и раздражают вас, и попытайтесь разобраться в звуковом разнообразии, которое на вас воздействует. Некоторые из этих звуков — всего лишь шум, случайные звуки, производимые заполнившими наш мир машинами, — гул, скрежет, лязг и скрип, — которые в большинстве случаев не несут никакой информации. Однако часть слышимых вами звуков несет в себе полезную информацию о том, что происходит в непосредственной близости от вас. В первую очередь это относится к тем звукам, с помощью которых мы определяем местоположение объектов. Складывается такое впечатление, что мгновенное осознание расположения многих источников звуков по отношению к нам самим происходит без колебаний и усилий.

Слух играет важную роль в жизни многих животных: он не только жизненно важен для их общения между собой, но для многих биологических видов является и основой, на которой базируется их социальная структура. С помощью голосовой коммуникации и слуха многие птицы и млекопитающие обмениваются между собой жизненно важной информацией о взаимном узнавании и приближающейся опасности. Эволюция уникального голосового аппарата человека и большого, имеющего сложную структуру мозга создала основу для возникновения единственной в своем роде формы звуковой коммуникации с использованием языка. В последующих главах, и прежде всего в главе 14, об этой и других функциях слуха будет рассказано более подробно.

В этой главе мы расскажем об аудиальных стимулах и об их свойствах, а также о физиологических явлениях и процессах, протекающих в аудиальной системе и являющихся основой звуковосприятия. Мы также опишем некоторые патологии слуха. Начнем же мы с описания физического стимула аудиальной системы — звука.

Физический стимул

Звуки, которые мы слышим, являются результатом преобразования определенной формы механической энергии и представляют собой паттерны последовательных возмущений давления, происходящих в разных средах — жидких, твердых или газообразных. Большинство воспринимаемых нами звуков передается по воздуху. Так, стоит лишь ударить по камертону — и он начинает вибрировать, благодаря чему мы и слышим звук: колебания ветвей камертона создают последовательность чередующихся *компрессий*, или *сжатий*, и *декомпрессий*, или *разрежений* окружающего их воздуха (рис. 12.1).

Типичный объект, издающий звуки в результате вибрации — репродуктор стереосистемы или радио. Работающий конусообразный репродуктор то вытесняет воздух, что вызывает компрессию (сжатие) молекул последнего, то втягивает его, следствием чего становится некоторый вакуум, или разрежение воздуха. Громкоговоритель совершает сотни или даже тысячи колебаний в секунду, создавая определенный паттерн чередующихся сгущений и разрежений воздуха, расходящийся в разные стороны от него. Паттерн изменений давления воздуха, представленный в виде серий пиков и подошв, называется **звуковой волной**. Как станет ясно из последующего изложения, природа воспринимаемых нами звуков напрямую зависит от физических характеристик звуковой волны.

Звуковая волна простейшего типа представляет собой волну, вызывающую последовательные изменения давления воздуха во времени; она имеет стабильную форму *синусоидальной волны* с неизменным паттерном. График сжатий и разрежений простой звуковой волны, исходящей из определенной точки пространства, представлен на рис. 12.2. Полное изменение давления, включающее сжатие, разрежение и повторное сжатие, представляет собой единицу звука, называемую *циклом*.

Хотя звуковые волны перемещаются из одной точки пространства в другую в воздушной среде, ни вибрации, ни движения самой среды при этом не происходит. Иными словами, молекулы образующих воздух веществ не перемещаются вместе со звуковой волной, при движении волны в воздушной среде они скорее располагаются вдоль нее. Визуальной аналогией распространения звуковой волны является картина, когда спокойная поверхность пруда приходит в движение от брошен-

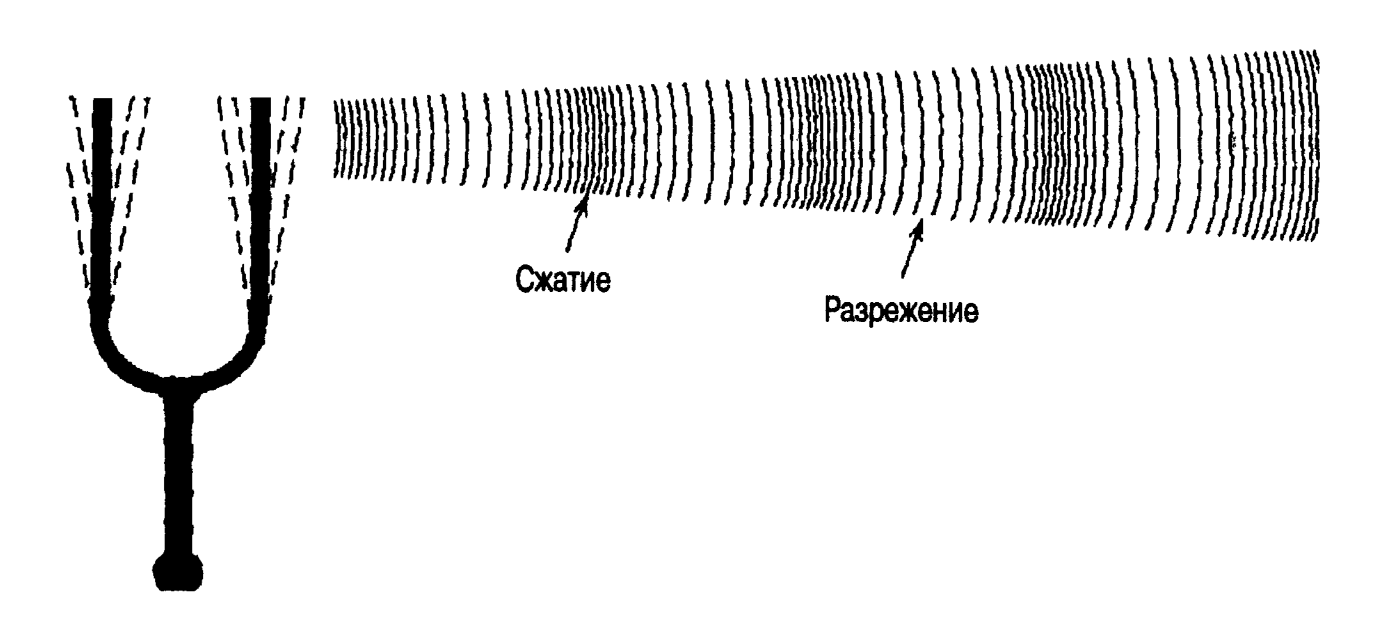


Рис. 12.1. Вибрация камертона

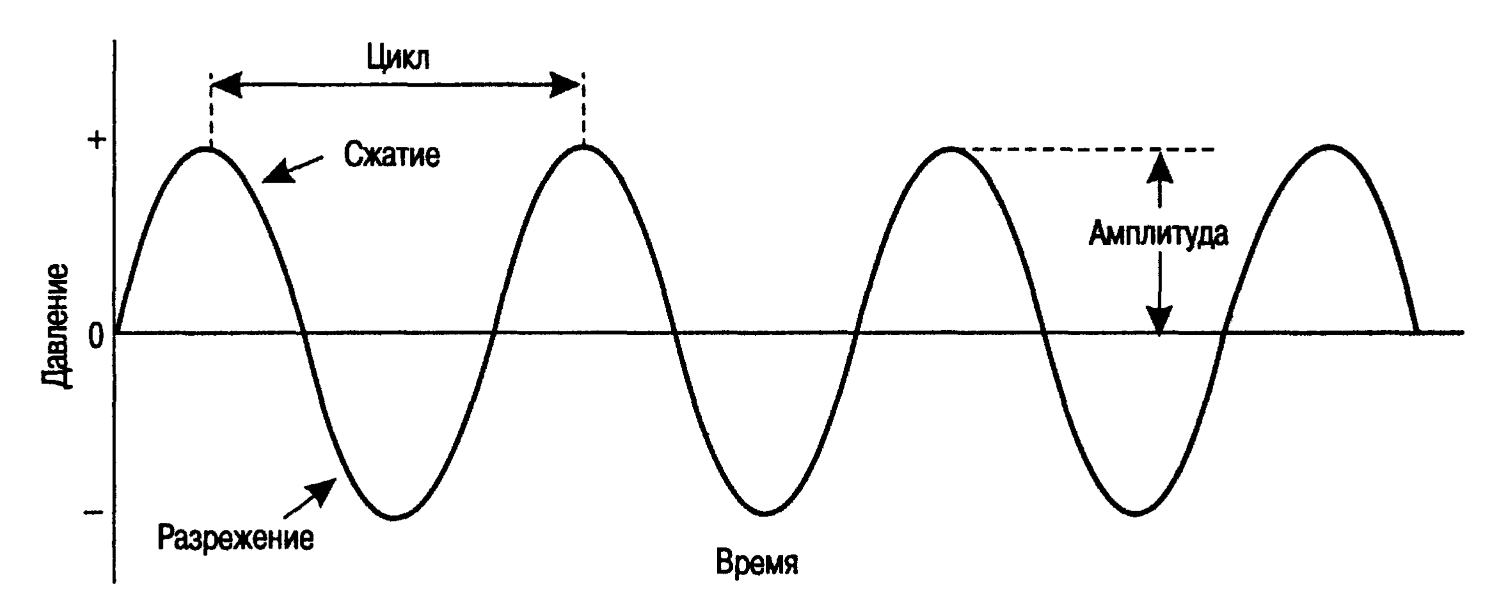


Рис. 12.2. Графическое изображение изменений давления – чередования сжатий и разрежений, вызванных простой звуковой волной

График отражает изменение давления воздуха в точке пространства, находящейся на определенном расстоянии от источника звука (ордината) во времени (абсцисса). На рисунке также показана продолжительность одного полного цикла движения волны от определенной точки в пространстве (т. е. полного цикла изменений давления). Полный цикл равен периоду времени между двумя пиками волны. *Частота* звуковой волны равна количеству полных циклов в секунду. *Амплитуда* волны, показанная на рисунке как ее высота, отражает степень сжатия (или разрежения), создаваемого данной звуковой волной

ного в него камня. Упавший в воду камень вызывает паттерн возмущений, которые воспринимаются наблюдателем как череда концентрических окружностей, расходящихся все дальше и дальше от места падения камня, но не вызывающие перемещение воды.

Звуки возникают только в определенной среде, способной передавать колебания давления, т. е. звуки не могут существовать в вакууме, ибо вакуум нельзя подвергнуть компрессии (сжатию). Более того, скорость распространения звука (v) зависит от физических свойств среды, и в твердых телах она выше, чем в жидкости или в газе. Например, в воде звук распространяется в 4, а в стали или в стекле — в 16 раз быстрее, чем в воздухе (скорость распространения звука в воздухе равна примерно 335 м/с). Общее правило таково: при увеличении плотности среды скорость звука в ней увеличивается. Скорость распространения звука зависит также и от температуры среды. Так, при увеличении температуры воздуха на 1 °С скорость распространения звука в нем увеличивается на 61 см/с.

Основными *физическими* характеристиками звуковых волн являются частота, амплитуда, или интенсивность, и сложность. Ниже мы рассмотрим каждую из этих характеристик отдельно и одновременно расскажем об их *психологических* эффектах (о *высоте, громкости и тембре* соответственно).

Частота

Одной из характеристик звуковых волн, свидетельствующей о том, насколько быстро протекает цикл изменений давления, является *число циклов изменения давления* (т. е. переходов от сжатия к разрежению и обратно), происходящих в течение 1 с. Она называется **частотой** (f) и измеряется в **герцах** (Гц); единица измерения частоты, названная в честь немецкого физика Генриха Герца (1857–1894), равна числу изменений звукового давления, или циклов, в секунду. Так, если частота звука рав-

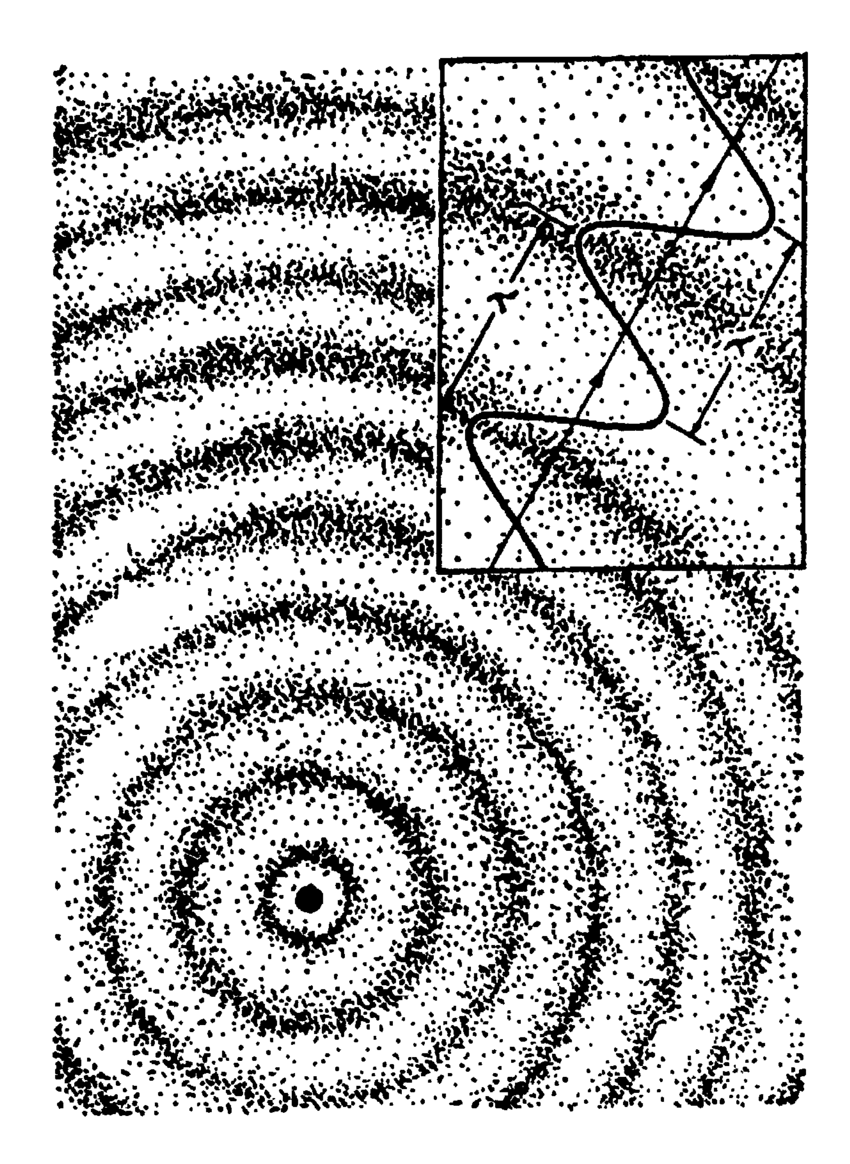


Рис. 12.3. Источник звука представлен в виде центра концентрических окружностей

Молекулы образующих воздух веществ распределены вокруг него так, как показано на рисунке: расстояние между одними молекулами меньше, между другими – больше, что соответствует сжатию и разрежению воздуха. В правом верхнем углу это же чередование сжатий и разрежений представлено (с увеличением) в виде синусоиды. Длина звуковой волны, обозначенной греческой буквой λ, соответствует продолжительности цикла. (*Источник*: D. R. Griffin. *Echoes of bats and men*. Garden City, N.Y.: Anchor Books/Doubleday, p. 39)

на 1000 Гц, значит, за 1 с происходит 1000 циклов, или изменений, звукового давления (рис. 12.2). Считается, что молодые люди способны воспринимать звуки с частотой от 20 до 20 000 Гц; звуки, частота которых ниже 20 или выше 20 000 Гц, находятся ниже и выше порога слухового восприятия человека.

Частота и длина волны. Для описания звуковых волн используется также и такая характеристика, как длина одиночной волны. Как будет ясно из материала, изложенного в главе 14, это свойство весьма полезно для понимания многих аспектов такого феномена, как локализация звука. **Длина звуковой волны** — это линейное расстояние между двумя последовательными компрессиями (этот параметр обозначается греческой буквой — λ) (рис. 12.3).

Длина волны обратно пропорциональна частоте (т. е. $\lambda = v/f$). Так, в воздушной среде длины волн звуков, распространяющихся с постоянной скоростью 335 м/с и имеющих частоту 1100, 550 и 2200 Гц, равны 30,48; 60,96 и 15,24 см соответственно. Чем больше частота звука, тем чаще в течение определенного промежутка времени изменяется давление, тем ближе пики и подошвы звуковой волны примыкают друг к другу и тем короче сама волна. Так, низкочастотный звук имеет длинную волну, а высокочастотный — короткую (рис. 12.4). Из графика следует, что длина волны звука с частотой 1100 Гц равна 30,48 см.

Высота звука. *Частота* характеризует *физическое* свойство звука — число изменений звукового давления в секунду. Психологическим параметром аудиального стимула, непосредственно связанным с его частотой, является **абсолютная высота тона**, и звуки разной высоты вызывают у слушателей разные ощущения: они могут казаться высокими или низкими. Высота звука изменяется в очень широких пределах, и известны как очень низкие, басовые, звуки, так и исключительно вы-

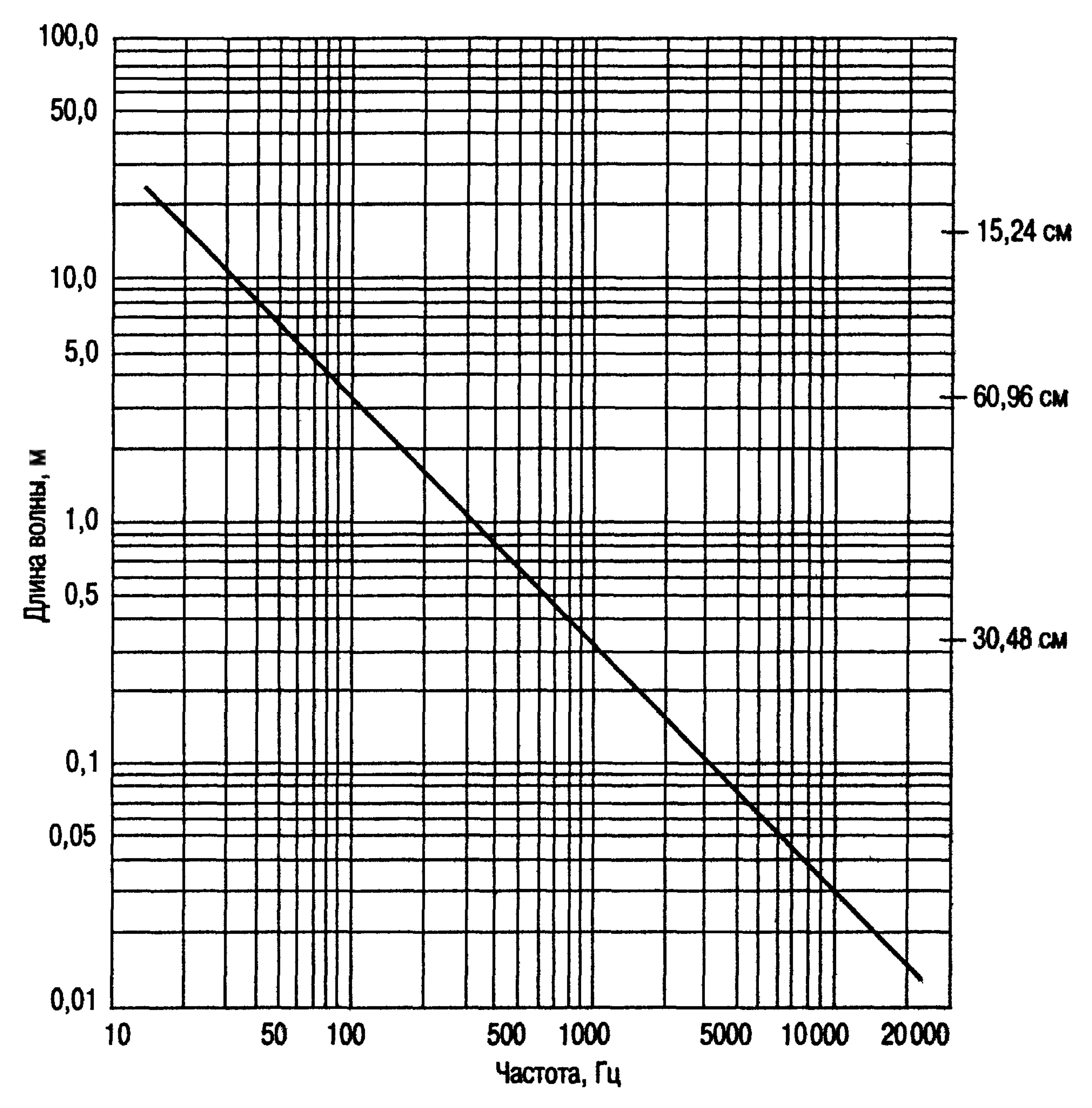


Рис. 12.4. Длина волны как функция частоты (среда – воздух, T=15 °C)

сокие, дискантовые. Сведения о частоте звуков некоторых известных музыкальных инструментов представлены на рис. 12.5.

Амплитуда

Звуки отличаются друг от друга не только по высоте, но и по **амплитуде** — *количеству* изменения звукового давления, т. е. степени смещения (компрессии или декомпрессии) относительно положения покоя (рис. 12.2). При низком давлении амплитуда звука мала и звук слабый, при высоком давлении воздуха амплитуда звука велика и слышен интенсивный звук. (Характеризующие звук термины *амплитуда* и *интенсивность* — взаимозаменяемые.)

Будучи физическим параметром, амплитуда, или интенсивность, звука зависит от давления или силы, воздействующих на его источник. Основной единицей измерения давления является *сила на единицу площади*. Несмотря на то что давление звука может быть выражено во многих других единицах, для удобства в *акустике* (разделе физики, занимающемся изучением упругих волн) давление измеряется в динах на квадратный сантиметр (дин/см^2). Иногда давление звука оценивается в эквивалентной единице — в микробарах, сокращенно мбар. Сравнительно недавно изменение давления стали выражать в ньютонах на квадратный метр, Н/м^2, и микропаскалях, мкПа.

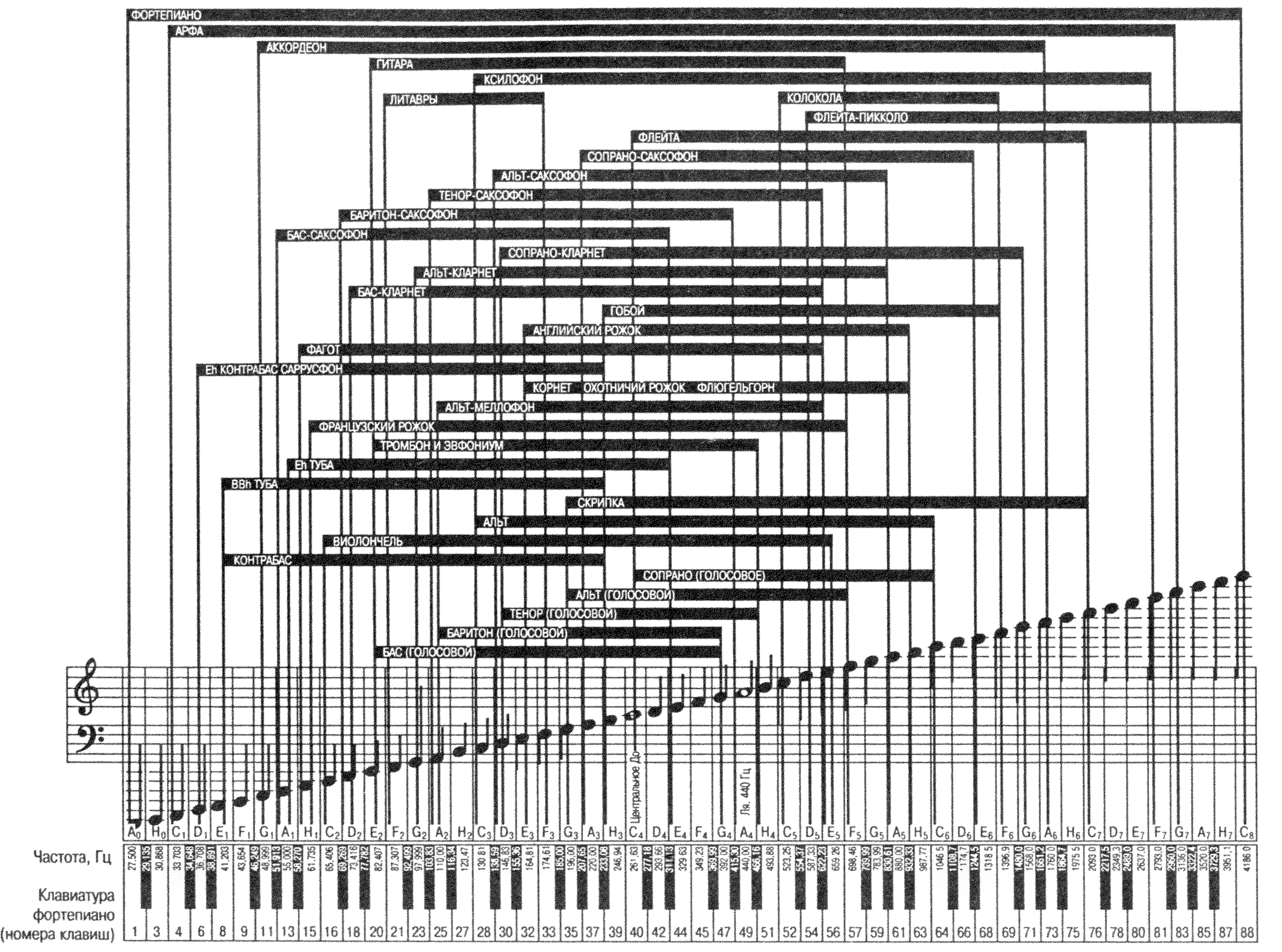


Рис. 12.5. Звуковые частоты человеческого голоса, фортепианной клавиатуры и различных оркестровых инструментов

Децибел (дБ). Интервал амплитуд, к которым чувствительно ухо, чрезвычайно широк. Сила самого громкого звука в миллиарды раз превышает интенсивность самого слабого звука, улавливаемого человеческим ухом. Поскольку этот интервал огромен, удобно пользоваться логарифмической шкалой давлений, названной в честь Александра Грэма Белла **децибельной (дБ)** шкалой. Преимущество логарифмической шкалы децибелов для оценки интенсивности звука заключается в том, что она сокращает огромный интервал возможных значений амплитуд и превращает все их значения, доступные человеку, в значительно более узкую и удобную для практического использования шкалу, изменяющуюся от 0 до приблизительно 160.

Сила звука в децибелах равна:

$$N_{дБ} = 20 \log P^e/P^r,$$

где: $N_{дБ}$ — число децибел, P^e — звуковое давление, которое нужно выразить в децибелах; P^r — эталонное давление, равное 0,0002 дин/см^2.

Звуковое давление, которое нужно выразить в децибелах (P^e), соотносится именно с таким эталонным давлением потому, что по своему абсолютному значению оно близко к среднему слуховому порогу человека (для звука с частотой 1000 Гц).

Децибелы — не такие абсолютные, фиксированные единицы, как граммы, метры или ватты. Выражая интенсивность звука в децибелах, мы показываем, во сколько раз он более интенсивен или менее интенсивен, чем звук, соответствующий эталонному звуковому давлению P^r. Децибельная шкала, построенная относительно эталонного давления, равного 0,0002 дин/см^2 и принятого в качестве порогового значения, обычно называется *уровнем звукового давления* (УЗД). Это название введено в обиход в связи с тем, что для практических целей при определении децибел нередко используются и другие эталонные давления.

В табл. 12.1 представлены децибелы, рассчитанные по вышеприведенной формуле для интервала давлений (P^e), создаваемых некоторыми знакомыми нам источниками звуков. Для наглядности отобраны такие значения давлений, которые отличаются друг от друга на порядки (например, давление, равное 200 дин/см^2, в десять раз больше давления, равного 20 дин/см^2, которое, в свою очередь, в 10 раз больше давления, равного 2 дин/см^2 и т. д.).

Приведенные в таблице данные свидетельствуют о том, что изменения звукового давления и децибелы связаны между собой не линейной, а скорее логарифмической зависимостью. Сравнение данных, приведенных в первых двух графах, показывает, что при *десятикратном увеличении* звукового давления (P^e) число децибел увеличивается на 20. Например, если интенсивность одного звука равна 80 дБ, а интенсивность второго — 60 дБ, то в первом случае звуковое давление в 10 раз выше, чем во втором (разница в силе звуков равна 20 дБ). Обратите внимание на то, что интенсивность шепота на 20 дБ превышает интенсивность звука, соответствующего слуховому порогу и имеющего интенсивность (в дБ), равную нулю. В данном случае тоже имеет место десятикратное увеличение звукового давления. Для сравнения: амплитуда звуковой волны, соответствующей обычному разговору, на 60 дБ больше, чем эталонный уровень, что соответствует тысячекратному увеличению звукового давления.

Таблица 12.1

Связь между звуковым давлением и децибелами (УЗД) для некоторых хорошо известных источников звуков

Давление, P^e, дин/см^2	дБ	Источник звука
2000	140	Реактивный самолет в момент взлета Может вызвать боль и стать причиной травмы
200	120	Раскат грома, сопровождаемый ударом молнии, рок-музыка передаваемая через усилитель
20	100	Интенсивный транспортный поток, шум метро, пневматическая дрель
2,0	80	Заводской шум, фен для сушки волос, пылесос
0,2	60	Обычный разговор
0,02	40	Офис, в котором занимаются канцелярской работой, или жилое помещение
0,002	20	Шепот, шелест листьев
0,0002	0	Слуховой порог

Нелинейный характер зависимости между изменениями звукового давления и выражениями этих изменений в децибелах требует осторожности при интерпретации численных значений последних. Выше уже отмечалось, что увеличение звукового давления на порядок одновременно означает и его увеличение на 20 дБ. Кроме того, *двукратное* увеличение звукового давления приводит к его увеличению на 6 дБ. (Аналогично и уменьшение звукового давления вдвое уменьшает количество децибел на 6 единиц.) Это значит, что если амплитуда давления звука равна 20 дБ УЗД, то после двукратного увеличения давления повышения децибельного уровня вдвое *не произойдет*. Скорее всего, амплитуда изменится от 20 до 26 дБ. Аналогичным образом, при уменьшении вдвое звукового давления, соответствующего 40 дБ УЗД, мы получим звук, интенсивность которого равна 34 дБ УЗД.

Громкость — слуховое ощущение, или психологический параметр, определяемый величиной амплитуды. Звуковые волны с большими амплитудами, соответствующими бóльшим изменениям звукового давления, воспринимаются как громкие звуки, а волны с небольшими амплитудами, соответствующие незначительным изменениям звукового давления, воспринимаются как звуки малой интенсивности. Амплитуда звуковой волны важнейший, но не единственный фактор, определяющий громкость звука. Ощущение громкости звука может зависеть также и от его частоты. Кроме того, между амплитудой и громкостью нет линейной зависимости. Как уже отмечалось выше, амплитуда звука, создающего звуковое давление, равное 26 дБ, в два раза больше амплитуды звука, создающего давление, равное 20 дБ; однако сказать, что первый звук в два раза громче второго, нельзя. В следующей главе этот вопрос будет рассмотрен более подробно.

Сложность

Большинство встречающихся в природе звуков невозможно представить простой синусоидальной волной, аналогичной той, что изображена на рис. 12.2. Звук, соответствующий по своим свойствам идеальной синусоиде с постоянной частотой и амплитудой, может быть получен лишь в лабораторных условиях. Большинство звуков, которые мы слышим в реальной жизни, — это сочетания акустических сигналов, каждый из которых может быть представлен своей собственной синусоидой, вследствие чего их общая, суммарная, синусоида отличается **сложностью**. Так, большинство окружающих нас звуков — голоса людей и животных, шум, доносящийся с улиц, забитых транспортными средствами, звуки музыкальных инструментов и т. п. — это результат взаимного наложения различных волн с разными частотами. Для подобных звуков характерны чрезвычайно сложные циклы изменений давления — циклы сжатия и разрежения (рис. 12.6).

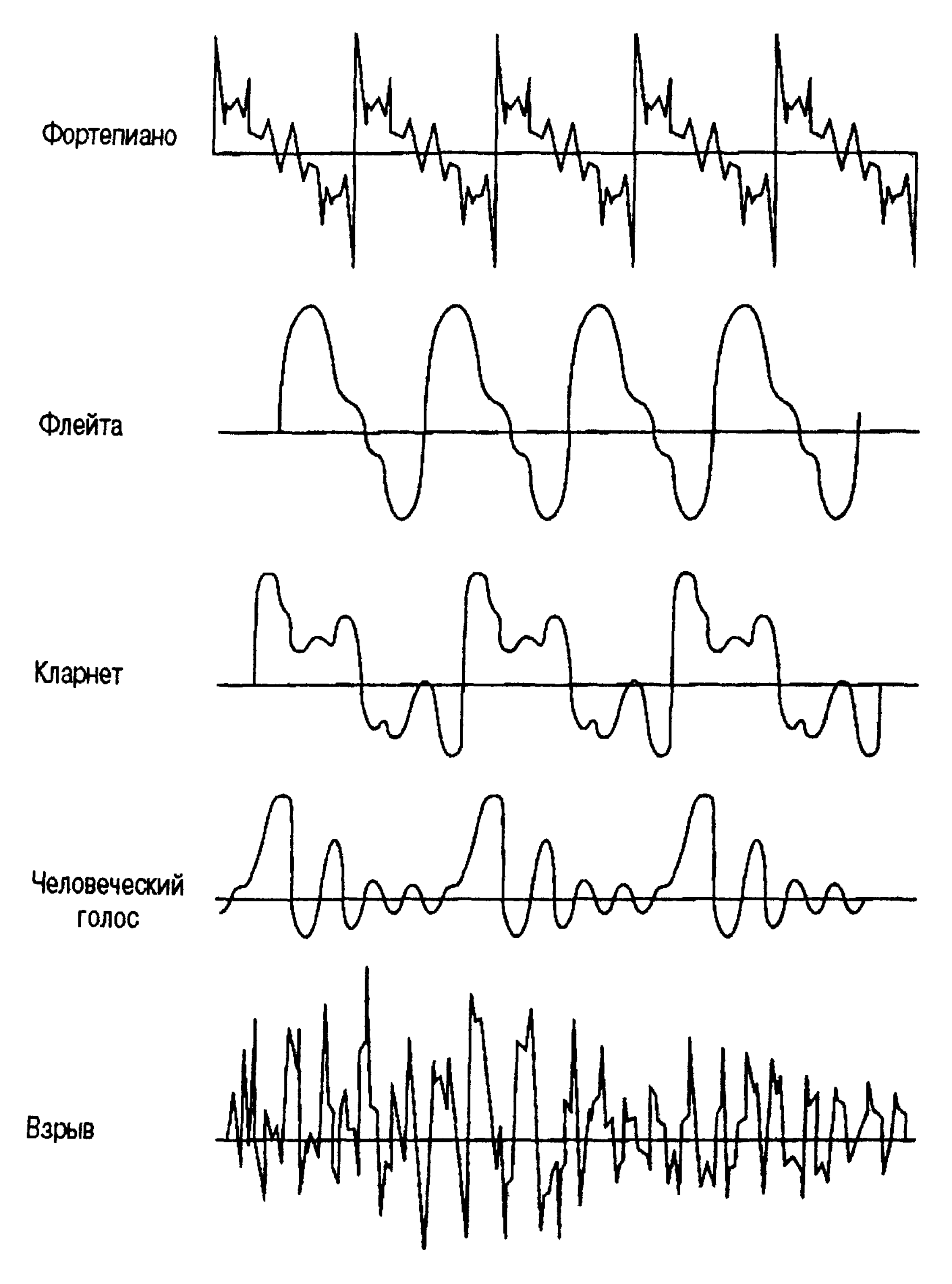


Рис. 12.6. Типичные звуковые волны, соответствующие некоторым звукам

Голос человека представлен волной, соответствующей звуку *а*, произносимому так, как он произносится в слове *father* (*Источник*: Kinser & Fray. *Sound wave of the human voice*, 1962)

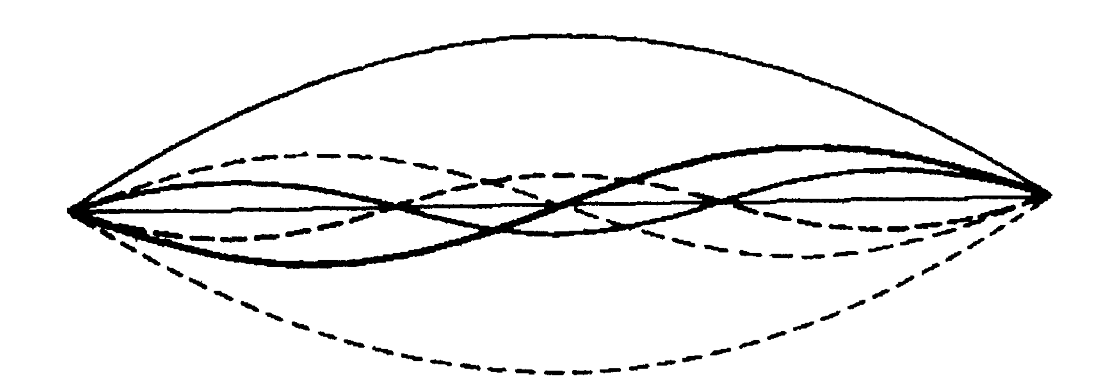


Рис. 12.7. Колебание струны музыкального инструмента

Одновременно с колебанием всей струны целиком, которое создает ее основной тон, возникают и так называемые гармоники, генерируемые отдельными участками струны – строго определенными долями ее общей длины. В данном примере речь идет о колебании участков струны, равных половине и одной трети струны

В сложных звуковых волнах, создаваемых музыкальными инструментами, проявляется важное свойство источников звуковых колебаний Как правило, любой источник сложных звуковых колебаний одновременно создает звуковые волны с разными частотами. Самые низкие частоты, называемые **фундаментальной частотой** (или *первой гармоникой*), определяют *высоту* сложного звука Задетая скрипичная или гитарная струна колеблется как единое целое, вызывая чередование сжатий и разрежений окружающего ее воздуха Однако колебания создает не только вся струна целиком (что является источником фундаментальной частоты), одновременно звуковые волны генерируются и отдельными участками струны, представляющими собой строго определенные доли ее общей длины (рис. 12.7).

Эти дополнительные колебания с частотами, кратными фундаментальной частоте, называются **гармониками** (или *обертонами*). Иными словами, *фундаментальная частота* представляет собой *самую низкую* частоту сложной звуковой волны; все более высокие частоты, кратные частоте фундаментальной волны, представляют собой *гармоники* последней. Роль фундаментальной частоты и ее гармоник будет рассмотрена ниже, в разделе, посвященном патологии слуха.

Сложные волны и анализ Фурье. Несмотря на то что сложный звук не может быть представлен в виде одной синусоидальной волны, его можно представить *несколькими* синусоидами. Вспомните то, что было сказано про анализ Фурье в главе 6 при обсуждении анализа сложных визуальных сцен их разложением на простые синусоидальные волны. Аналогичным образом анализируются и звуковые волны. Не вдаваясь в детали, можно сказать, что, согласно теореме Фурье, любая сложная периодическая волна может быть представлена в виде суммы ряда простых синусоидальных волн, каждая их которых имеет свои собственные частоту и амплитуду. Разложение сложной волны любой формы на компоненты, имеющие синусоидальную форму, называется **анализом Фурье**. Синтез волн, имеющих сложные формы, из простых синусоидальных волн называется **синтезом Фурье.**

В качестве примера синтеза сложной волны рассмотрим рис. 12.8. Источником приблизительно такой квадратной волны, полный цикл которой представлен в правом нижнем углу рис. 12.8, бывают некоторые сирены. Анализ этого звука, выполненный по методу Фурье, показал, что он образован пятью компонентами, представленными в левой колонке рис. 12.8. Правая колонка — сложные волны, образу-

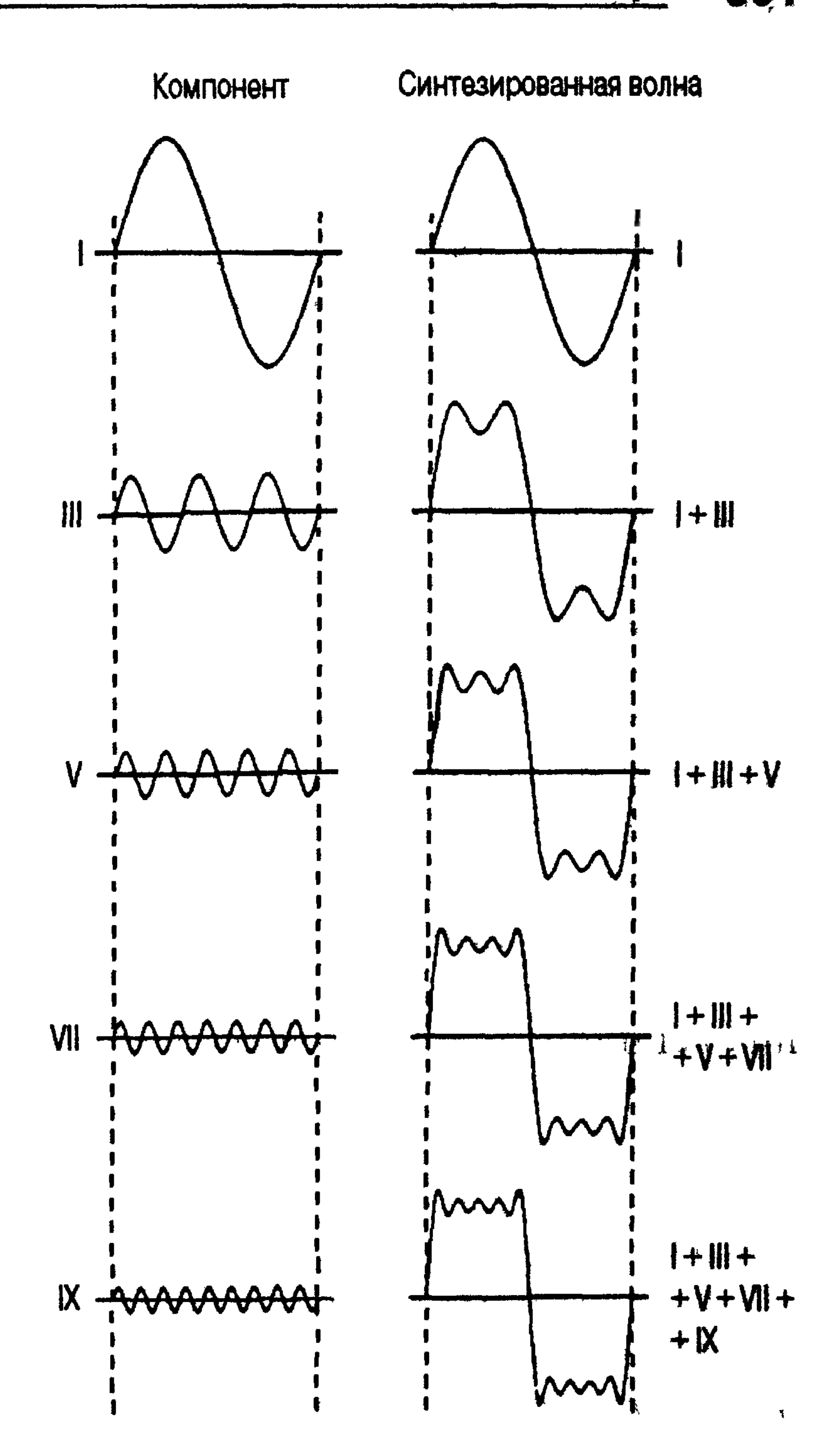


Рис. 12.8. Синтез сложной волны из простых волн

Относительные частоты каждого компонента обозначены цифрами I, III, V, VII и IX, проставленными слева от каждой кривой. Если бы складывалось большее количество гармоник, степень аппроксимации квадратной волны, представленной в правом нижнем углу рисунка, была бы выше. (*Источник*: E. G. Boring, H. S. Langfeld & H. P. Weld. *Foundations of psychology*. New York: John Wiley, 1948, p. 316)

ющиеся в результате последовательного добавления компонентов (на каждом этапе добавляется по одной волне). Математически анализ Фурье начинается с *фундаментальной частоты* — самой низкой частоты из всех, представленных в сложной волне. Именно к ней добавляются синусоидальные волны, более высокие частоты которых кратны фундаментальной частоте.

Высота сложного тона определяется его фундаментальной частотой. Если испытуемому предъявить сложный звук, а затем попросить его подобрать простой звук, соответствующий ему по высоте, то он выберет звук, который можно представить простой синусоидой с частотой, примерно равной фундаментальной частоте сложного звука. Иными словами, высота сложного тона приблизительно равна высоте звука, который можно представить синусоидой с частотой, близкой к фундаментальной частоте сложного тона (Moore, 1994).

Акустический закон Ома. Аудиальная система может, правда лишь приблизительно, анализировать сложные волны по методу Фурье: она разлагает их на составляющие компоненты и направляет информацию о представленных в ней частотах на более высокие уровни аудиальной системы. Этот феномен, известный под названием **акустического закона Ома** (названного в честь немецкого физика Георга Ома (1787–1854), более известного своими работами в области электричества),

заключается в следующем: когда на нас воздействует относительно сложный звук, например когда мы слышим аккорд, образованный несколькими нотами, мы способны оценить вклад, внесенный в него отдельно каждой нотой Иными словами, из закона Ома следует, что мы способны воспринимать индивидуальные частотные компоненты сложного звука.

Тембр. Психологическим аспектом восприятия звука, отражающим сложность звуковой волны, является **тембр** (от старофранцузского слова *tamber*, что значит «маленький колокольчик»). Тембр — это отличительное качество тона того или иного звука, являющееся результатом числа и интенсивности гармоник (или обертонов), которые производит этот звук Например, сложный звук музыкального инструмента образован фундаментальной частотой и обертональными частотами, всегда кратными фундаментальной частоте и присутствующими в звуке в разных количествах. Количество и характер обертонов, создаваемых разными музыкальными инструментами, различны, вследствие чего различны и тембры. Именно благодаря тембру мы отличаем музыкальные инструменты друг от друга даже тогда, когда звучат одни и те же ноты одинаковой высоты. Различия в тембрах музыкальных инструментов — следствие различий их обертонов.

Подводя итог, можно сказать, что *высота* сложного звука зависит в первую очередь от его фундаментальной частоты, а *тембр* — от гармоник. Именно поэтому такие инструменты, как гитара и фортепиано, создающие много обертонов, обладают и более наполненным, богатым звуком, нежели инструменты, издающие относительно чистый, однородный звук (в частности, флейта).

Фаза

За один полный цикл звуковая волна проходит точку сжатия, точку покоя, при которой давление равно нулю, точку разрежения, затем снова точку покоя и наконец снова точку сжатия, иными словами, она перемещается от пика к пику (см. рис. 12.2). Та часть цикла, который звуковая волна проделала к данному моменту времени, называется **фазой**. Полный цикл может быть также охарактеризован и угловой мерой, называемой *фазовым углом*. Чтобы этой мерой было удобно пользоваться, за один полный цикл звуковой волны принят цикл, в котором начало (точка покоя) соответствует 0°, первый пик (первое сжатие) — 90°, точка покоя — 180°, разрежение — 270° и вторая точка покоя — 360°. Подобный подход позволяет выразить любую часть полного цикла звуковой волне в градусах от 0 до 360.

Возникающие одновременно звуковые волны взаимодействуют друг с другом. Два звука одинаковой частоты, звучащие одновременно, могут быть представлены синусоидами, все точки которых абсолютно одинаковы; эти волны накладываются друг на друга, и образуется волна, амплитуда которой равна сумме амплитуд исходных волн. О таких волнах говорят, что они синфазны, т е «совпадают по фазе». Но если из двух звуковых волн, имеющих одинаковые частоты, одна возникла чуть раньше другой, им будут соответствовать разные синусоиды и они будут достигать разрежений и сжатий в разное время. Например, звуки одинаковой громкости, одновременно исходящие из двух громкоговорителей, не связанных между собой и расположенных на разном расстоянии от слушателя, могут разойтись по фазе. Иная ситуация, приводящая к несовпадению звуков по фазе, возникает тог-

да, когда звук от единственного громкоговорителя проходит разные расстояния, прежде чем достигает и правого, и левого уха слушателя: при этом звуки, воспринимаемые левым и правым ухом, тоже оказываются «не в фазе». Разница между фазами измеряется в градусах.

Некоторые примеры выраженных через фазовый угол несовпадений по фазе представлены на рис. 12.9 (разница в фазовых углах определена относительно волны *А*).

Если одна звуковая волна достигает точки сжатия на одну четвертую цикла быстрее, чем другая (т. е. на ¼ от 360°), то говорят, что волны разошлись по фазе на 90° (рис. 12.9, волна *В*). Если одна волна опережает другую на полцикла, расхождение по фазе между этими волнами составляет 180° (рис. 12.9, волна *С*). При этом если их частоты и амплитуды соответственно равны между собой, волны оказывают диаметрально противоположное влияние на воздушную среду: когда одна волна достигает пика сжатия воздуха, вторая достигает пика его разрежения, в результате чего они нейтрализуют результаты воздействия друг друга и не будет слышно никакого звука. Про волну *С*, которая является зеркальным отражением волны *А*, можно сказать, что она «обратна» по фазе волне *А*.

Фаза и шумоподавление. Способность звуковых волн, расходящихся по фазе на 180°, нейтрализовать воздействие друг друга имеет большое практическое значение. Отмена, или нейтрализация, звукового давления с помощью звуковой волны той же амплитуды и частоты, но обратной по фазе может быть использована для «глушения» источников нежелательного шума (Alper, 1991). Этот метод, получивший название **метода шумоподавления** (в физике его называют *деструктивной интерференцией* или — иногда — *полной аннуляцией*. Он был разработан в 70-х гг. XIX в. английским физиком Джоном Уильямом Страттом).

Метод шумоподавления особенно полезен для борьбы с предсказуемым, продолжительным или системным шумом, являющимся результатом смешения таких

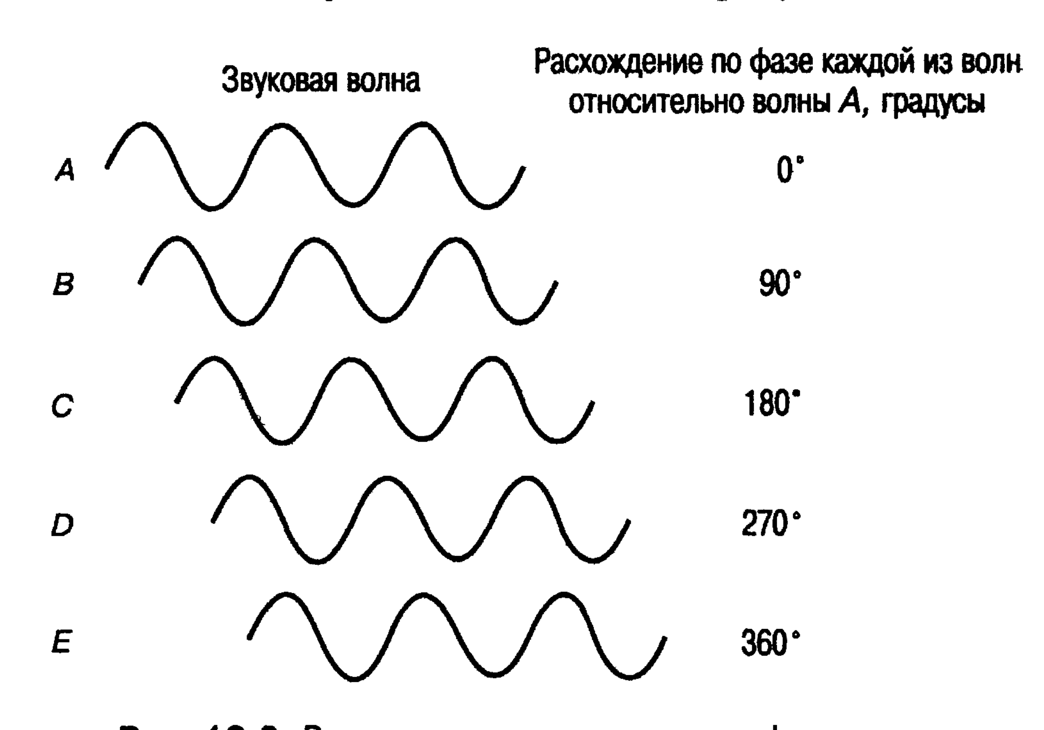


Рис. 12.9. Расхождение звуковых волн по фазе

Причиной расхождения по фазе двух волн является разница во времени достижения сжатия. В данном примере определяется расхождение по фазе с волной *А*. Так, пик сжатия волны *В* отстает от пика сжатия волны *А* на 90°, пик сжатия волны *С* отстает от пика сжатия волны *А* на 180° и т. д. (*Источник:* W. A. Van Bergejik, J. R. Pierce & E. E. David. *Waves and the ear.* Garden City, N. Y.: Anchor/Doubleday, 1960, p. 85)

неприятных, раздражающих, а иногда и потенциально вредных звуков, как гул, рев, вибрация и вой, источниками которых служат промышленные установки кондиционирования воздуха, различное заводское оборудование и двигатели самолетов. В течение нескольких микросекунд микрофон «отбирает пробу» нежелательного шума, которая затем анализируется компьютером. То, что делает компьютер, по своей сути — анализ Фурье: он выявляет основные обертоны шума и его периодические компоненты. (На практике эта операция наиболее успешно выполняется с низкочастотным шумом.) Практически немедленно компьютер генерирует идентичную звуковую волну, имеющую ту же частоту и амплитуду, что и нежелательный шум, но являющуюся ее зеркальным отражением, т. е. обратную ей по фазе (или расходящуюся с ней по фазе на 180°). Результат одновременного распространения этих двух сложных волн — «антишум», или тишина. При этом исчезают многие раздражающие посторонние шумы, а такие звуки, физические характеристики которых нестабильны (например, человеческая речь), полностью сохраняются. На самом деле метод отмены шума «удваивает количество» последнего, но слышна лишь очень небольшая его часть.

Резонанс

Большинство твердых объектов, если по ним ударить или привести их в движение, приложив необходимую для этого силу, вибрируют с определенной частотой. Стоит только ударить ложкой по краю стеклянного стакана, и он начнет колебаться с определенной частотой. Частота, с которой колеблется приведенный в движение объект, называется *естественной*, или *резонансной*, частотой данного объекта и зависит от массы и упругости объекта (см. ниже экспериментальное подтверждение). Вызывать колебания объектов с такой частотой, которая совпадает с частотой колебаний внешнего воздействия, т. е. заставить объекты резонировать, могут различные внешние гармонические воздействия, в том числе и звук. Резкое возрастание амплитуды колебаний объекта при воздействии на него источника звука, частота которого соответствует его собственной естественной, или резонансной, частоте, называется **резонансом**.

Общее правило, касающееся достижения резонансной вибрации объекта, таково: чем меньше разница между резонансной частотой объекта и частотой, воздействующей на него, тем легче она достигается. Наибольшие шансы вызвать резонансную вибрацию объекта имеет тот источник звука, частота которого равна естественной, или резонансной, частоте объекта. Не исключено, что вам самим приходилось наблюдать это явление: вибрацию оконного стекла в помещении, в котором стереосистема включена на полную мощность. Вибрацию стекла вызывают те звуки, испускаемые стереосистемой, которые имеют одинаковую с ним резонансную частоту. Причиной того, что, поднеся к уху раковину, мы слышим «шум прибоя», тоже является резонанс: воспринимаемый нами звук — результат совместного воздействия воздуха, который содержится в раковине и резонирует со свойственными ему частотами (представляющими собой сложную смесь преимущественно высоких частот), и внешних звуков. Под воздействием внешних звуков (т. е. звуков вне раковины), даже если они и очень слабы, содержащийся в раковине воздух начинает резонировать, в результате чего и возникает характерный звук морского прибоя.

Насколько важен резонанс, читатель поймет, когда мы приступим к обсуждению механизма восприятия звука: наружное ухо и наружный слуховой проход отбирают из звуковых волн и усиливают только те частоты, которые соответствуют их собственным резонансным частотам и способны заставить их резонировать.

Экспериментальное подтверждение

Изменение резонансной частоты

С помощью трех одинаковых стаканов вы сами легко можете продемонстрировать резонансные характеристики объектов. Для начала стукните ложкой по краю каждого из них, пока они еще пусты, и убедитесь в том, что все три стакана издают практически одинаковые звуки. Эти звуки соответствуют резонансной частоте молекул стекла, приведенных в движение ударом ложки.

Оставив один стакан пустым, заполните два других водой – один наполовину, а второй – на две трети и снова ударьте по ним ложкой. Теперь вы услышите разные звуки. Пустой стакан будет по-прежнему издавать звук, соответствующий его резонансной частоте, а при ударе ложкой по стаканам, заполненным водой, вы услышите более низкие звуки, потому что под влиянием воды частота колебаний молекул стекла становится ниже. Короче говоря, налив в стаканы некоторое количество воды, вы тем самым понизили их резонансные частоты, вследствие чего звук, который вы услышали, ударив по ним ложкой, и был воспринят вами как более низкий.

Анатомия органа слуха и механизмы звуковосприятия

Сейчас мы приступаем к обсуждению тех функций органов слуха, благодаря которым описанные выше сложные колебания давления воспринимаются нами как звуки. В первую очередь нас интересуют органы-рецепторы, воспринимающие звуковую энергию, и механизмы ее преобразования в нервные импульсы, а также функции органов-рецепторов. Хотя в природе существует огромное число структур, способных воспринимать акустическую энергию, основным объектом нашего внимания будет ухо человека (рис. 12.10). Как следует из рис. 12.11, аудиальная система может быть условно разделена на три основных структурных компонента: наружное ухо, среднее ухо и внутреннее ухо.

Наружное ухо

Наружное ухо большинства млекопитающих состоит из *ушной раковины, наружного слухового прохода* и *барабанной перепонки.*

Ушная раковина (латинское название — *pinna,* что значит «выступ, гребень») — исполняет несколько функций: защищает от механических повреждений чувствительные, легко травмируемые внутренние структуры, предотвращая попадание в слуховой проход инородных тел, и направляет в него улавливаемые ею колебания воздуха. Благодаря своей форме ушная раковина также усиливает высокочастотные звуки, частота которых колеблется в пределах 4000 Гц (Gulick, Gescheider & Frisina, 1989). Кроме того, ушная раковина играет некоторую роль и в тех случаях, когда, услышав звук, человек должен понять, где находится его источник, — впе-

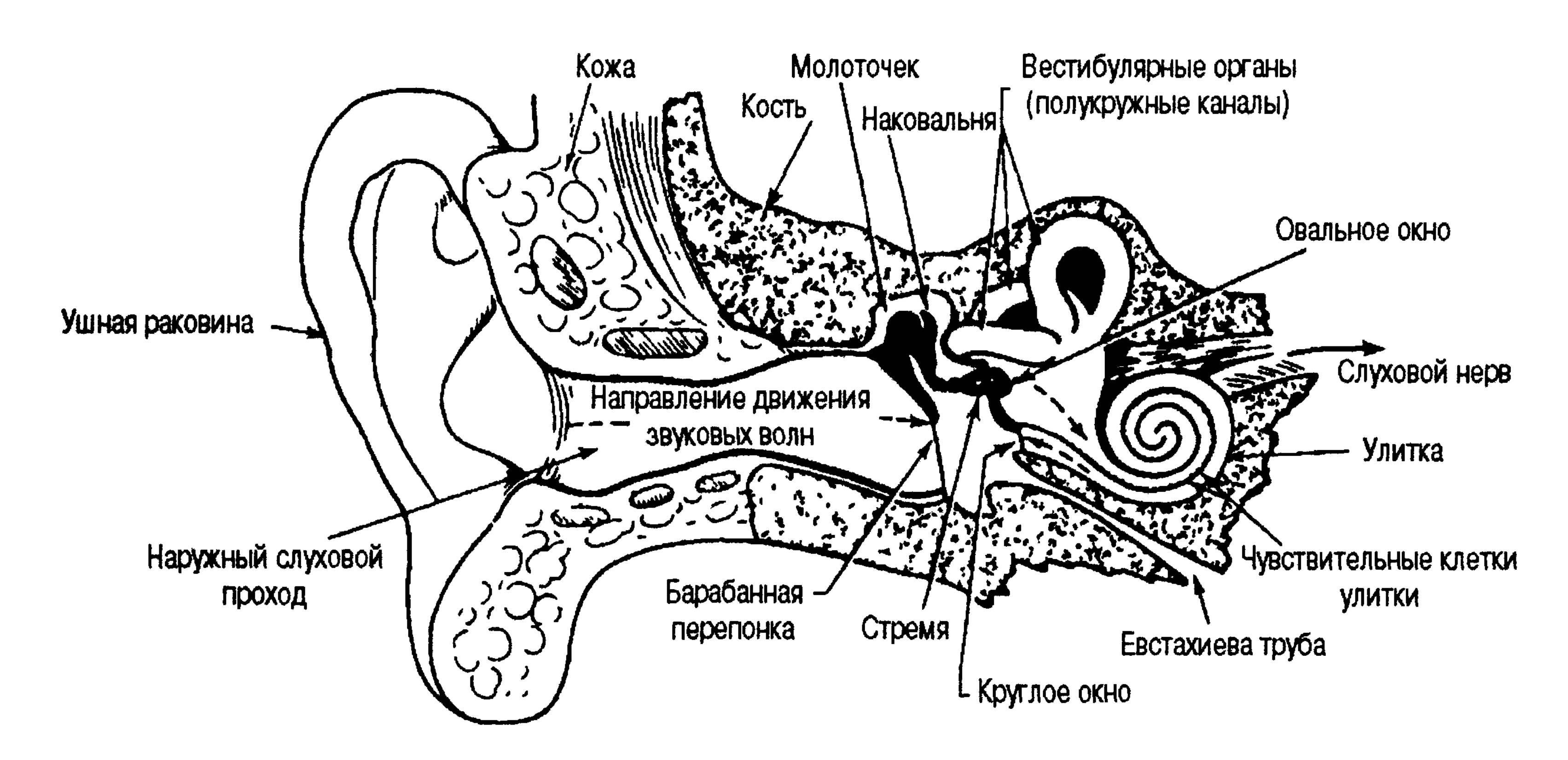


Рис. 12.10. Анатомическое строение человеческого уха (схема)

Колебания воздуха, пройдя через наружный слуховой проход, воздействуют на барабанную перепонку Колебания барабанной перепонки передаются через среднее ухо цепью слуховых косточек, к которым принадлежат молоточек, наковальня и стремя. Основание стремени передает вибрацию дальше – жидкости, содержащейся в улитке внутреннего уха. Вестибулярные органы, расположенные непосредственно над улиткой, представляют собой совокупность сенсорных структур, управляющих поддержанием равновесия, изменениями положения тела в пространстве и детектированием гравитации

реди или позади него (см., например, Batteau, 1968, Freedman & Fisher, 1968). Ушная раковина также важна при определении удаленности от земли вертикально расположенных источников звука (Butler & Humanski, 1992; Hofman et al., 1998). К обсуждению роли ушной раковины в локализации звука мы вернемся в главе 14.

Хотя подавляющее большинство людей не имеют возможности управлять мускульной системой, контролирующей ушные раковины, многим млекопитающим это доступно. Всем приходилось наблюдать, как кошки или собаки, заслышав какой-нибудь звук, рефлекторно поворачивают свои подвижные ушные раковины в ту сторону, откуда он доносится. Конечно же, при этом способность ушной раковины улавливать колебания воздуха, а следовательно, и степень ее участия в локализации источников звуков возрастают. Однако ушные раковины есть не у всех млекопитающих. Такие морские животные, как дельфины и киты, лишены ушных раковин, возможно, потому, что сами их тела способны воспринимать возникающие в воде звуковые волны. Кроме того, выступающие ушные раковины, уменьшая обтекаемость тел, одновременно уменьшали бы скорость передвижения. Возможно, отсутствие ушных раковин у низших позвоночных — рыб, земноводных, рептилий и птиц — объясняется этой же причиной. Наружные слуховые проходы птиц прикрыты перьями, что может даже понизить остроту слуха, но это необходимо для уменьшения шума, создаваемого ветром во время полета (Marler & Hamilton, 1966).

Наружный слуховой проход — это полость, имеющая вид желобка с длиной и диаметром, равными примерно 2, 5–3 см и 7 мм соответственно, и с открытым входным (наружным) и слепым выходным (внутренним) отверстиями. Основное на-

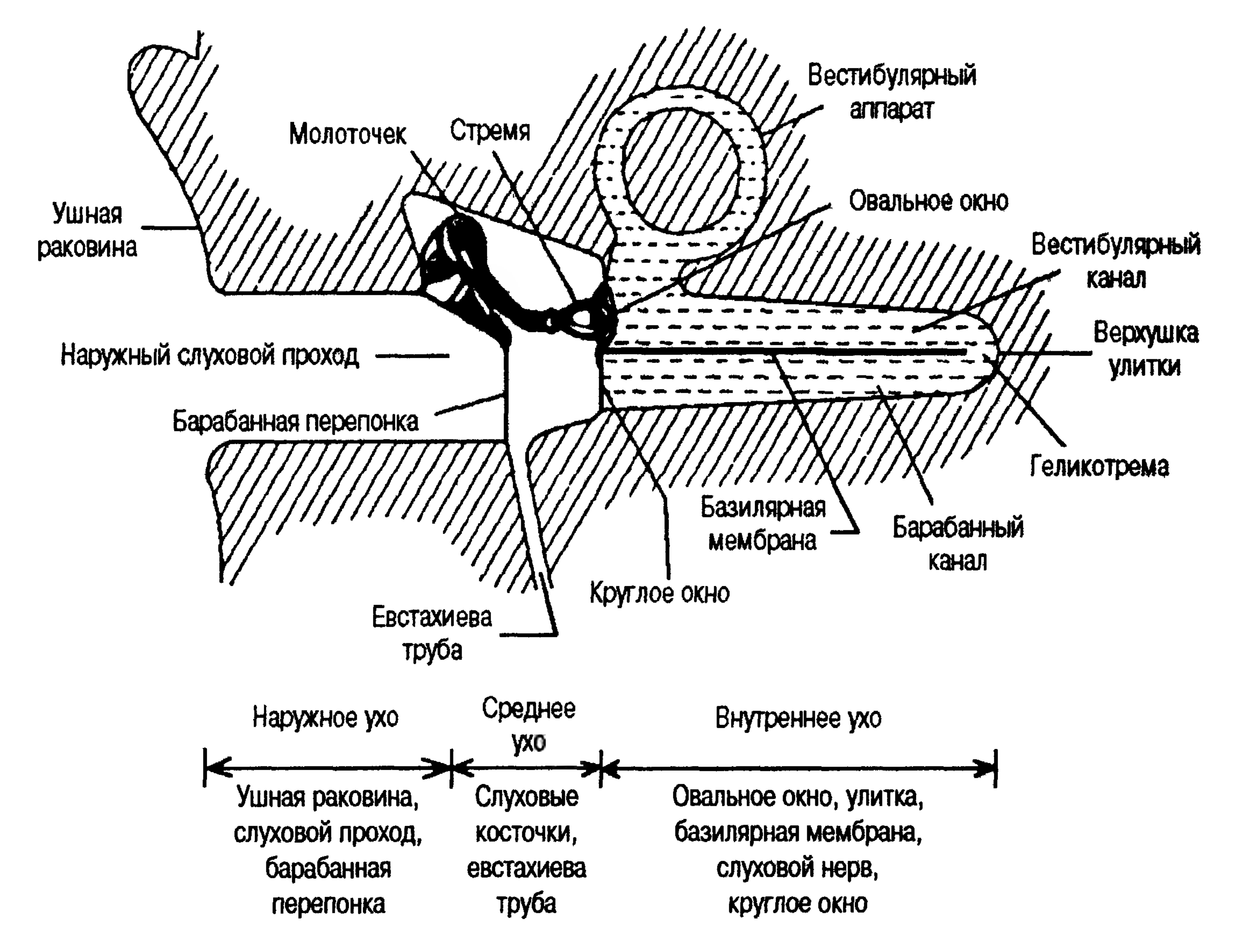


Рис. 12.11. Схема человеческого уха

На этом рисунке улитка (см. также рис. 12.12) представлена в развернутом виде. Когда основание стремени вдавливается внутрь, жидкость, содержащаяся в улитке, смещается в сторону геликотремы и выдавливает наружу мембрану круглого окна. (*Источник*: G. von Bekesy & W. A. Rosenblith. The mechanical properties of the ear. В книге S. S. Stevens (Ed.). *Handbook of experimental psychology*. New York: John Wiley, 1951, p. 1076)

значение наружного слухового прохода — улавливание звуковых колебаний и передача их барабанной перепонке, но он также защищает ее от инородных тел и поддерживает определенный температурный режим и влажность вблизи нее. Слуховой проход играет роль звукоприемника, и в первую очередь — частот, примерно равных 3000 Гц, усиливая вследствие резонанса чувствительность уха к таким звукам. Благодаря резонансной частоте слухового канала звуковое давление у барабанной перепонки повышается на 8–10 дБ, и ухо становится более чувствительным к звукам с частотой около 3000 Гц (Békésy & Rosenblit, 1951; Gulick et al., 1989). Резонансная частота наружного слухового прохода человека очень близка к частотам тех звуков, к которым наша аудиальная система наиболее чувствительна.

Барабанная перепонка — тонкая, полупрозрачная мембрана, которая отделяет наружный слуховой проход от среднего уха. Звуковое давление вызывает вибрацию барабанной перепонки, и именно на ней изменения звукового давления преобразуются в механическое движение. Смещения барабанной перепонки под воздействием звуковых волн, необходимые для восприятия звуков, соответствующих слуховому порогу, ничтожно малы. Для восприятия резонансных частот, достаточно такого смещения барабанной перепонки, которое меньше по величине, чем диаметр атома водорода (Békésy & Rosenblith, 1951).

Среднее ухо

Как показано на рис. 12.10 и 12.11, за барабанной перепонкой находится заполненная воздухом полость среднего уха. Среднее ухо трансформирует колебания барабанной перепонки в механическую энергию, которую и передает внутреннему уху. Непосредственно к барабанной перепонке примыкает **молоточек** (по-латыни — *malleus*) — первая косточка в цепи, состоящей из трех мелких косточек, которые называются **слуховыми косточками** и связывают среднее ухо с внутренним. Молоточек связан с **наковальней** (по-латыни — *incus*), которая, в свою очередь, связана со **стременем** (по-латыни — *stapes*), самой мелкой из всех слуховых косточек; основание стремени вставлено в **овальное окно**, которое, как следует из рис. 12.11, является входом во внутреннее ухо. Слуховые косточки, общая длина которых равна приблизительно 18 мм, прочно соединены связками и передают колебания барабанной перепонки овальному окну, действуя как система рычагов, причем основание стремени играет роль поршня.

Функции среднего уха: выравнивание импедансов. Полости наружного и среднего уха заполнены воздухом, а внутреннее ухо — водянистой жидкостью. Это различие имеет важное значение для передачи звуков во внутреннее ухо. Воздух представляет собой легко сжимаемую среду, а вода в силу своей большей плотности сжимается труднее, а это значит, что передача звуков в водной среде требует более значительных усилий, чем их передача в воздухе. Разница в сопротивлении (или в импедансах), существующая между такими средами, как воздух и вода, обнаруживается очень легко: достаточно сравнить не требующее практически никаких усилий движение собственного кулака в воздухе и усилие, с которым он преодолевает сопротивление воды. Сопротивление, оказываемое средой при прохождении через нее звуковых волн, называется *импедансом*, а разница между сопротивлением звуковым волнам, имеющим место в разных средах, называется **разностью импедансов**. Переход звуковой волны из одной среды в другую — из заполненной воздухом полости среднего уха в камеры улитки внутреннего уха, заполненные жидкостью, — приводит к возникновению разности импедансов, осложняющей процесс передачи звука специфическими механическими проблемами. Если колебания воздуха не будут трансформированы и каким-то образом сконцентрированы, они не смогут преодолеть сопротивления водянистой жидкости, содержащейся во внутреннем ухе, и аудиальная система утратит значительную часть своей чувствительности.

Основное назначение среднего уха — преобразование импеданса воздушной среды наружного уха в импеданс жидкой среды внутреннего уха и обеспечение эффективной трансмиссии звуковых колебаний из первого во второе. Для повышения эффективности передачи звука во внутреннее ухо структурные элементы среднего уха выполняют два важных механических преобразования. Хотя передача колебаний от барабанной перепонки стремени к овальному окну усиливается слуховыми косточками, играющими роль некоего рычага, лишь незначительно, это усиление очень важно. Несмотря на то что слуховые косточки представлены на рис. 12.10 и 12.11 лишь схематично, их действия способствуют более эффективным механическим движениям стремени, усиливая тем самым колебания и на нем, и на овальном окне приблизительно в 1,3 раза.

Однако большее значение для трасформации колебаний имеет прежде всего разница между эффективными поверхностями барабанной перепонки и основания стремени. Площадь барабанной перепонки, равная приблизительно 70 мм^2, значительно превосходит площадь подножки связанного с овальным окном стремени, которая равна приблизительно 3 мм^2. Концентрация колебаний сравнительно большой барабанной перепонки на заметно уступающем ей по площади стремени существенно увеличивает давление. (Более конкретно — давление на единицу поверхности.) Если равные по величине усилия воздействует на бо́льшую и меньшую поверхности, изменение давления будет больше во втором случае. (Точно так же удар молотка оставит на вашем столе лишь незначительный след, а удар такой же силы по маленькой шляпке гвоздя вгонит гвоздь в стол.) Разница в величине эффективных поверхностей двух структур приводит к тому, что на основании стремени и на овальном окне давление приблизительно в 20–25 раз больше, чем на барабанной перепонке. Этим успешно компенсируется разность импедансов, возникающая в связи с возрастанием плотности среды внутреннего уха. Именно поэтому среднее ухо называют также **органом, предназначенным для выравнивания импедансов** (Moore, 1989).

Итак, среднее ухо играет роль механического преобразователя, назначение которого заключается прежде всего в обеспечении продвижения звуковой волны через жидкость, содержащуюся во внутреннем ухе. Слух людей с дисфункцией среднего уха, вызванной патологией слуховых косточек, может быть значительно понижен. Напротив, многие биологические виды, которые обитают в воде и которым в обычных условиях не приходится воспринимать звуки из воздуха, не испытывают потребности в механической трансформации, аналогичной той, которая происходит в среднем ухе. Именно поэтому у многих видов рыб нет органов, аналогичных наружному или среднему уху (Fay, 1970). Слуховые косточки млекопитающих возникли в результате эволюции среднего уха земноводных и рептилий, которое, в свою очередь, — результат эволюции челюстных костей их эволюционных предшественников. Следовательно, возникновение такого чувствительного органа, как среднее ухо живущих на суше млекопитающих, благодаря которому внутреннее ухо, заполненное плотной жидкостью, способно воспринимать аудиальную стимуляцию, зародившуюся в воздухе,— результат эволюционного развития биологических видов, изначально приспособленных только к жизни в воде.

Акустический рефлекс. Среднее ухо не только играет роль приспособления для выравнивания импедансов, механически преобразующего звуковой сигнал, но и выполняет защитную функцию. К слуховым косточкам прикреплены две мышцы, предохраняющие их от чрезмерных колебаний при сильном звуке: *мышца, напрягающая барабанную перепонку* (по-латыни — *musculus tensor timpani*), связана с молоточком вблизи барабанной перепонки, а *стремянная мышца* (по-латыни — *musculus stapedius*) — со стременем. При воздействии громких звуков, которые могут травмировать миниатюрные структуры внутреннего уха (в первую очередь речь идет о звуках с частотой ниже 100 Гц), мышцы рефлекторно сжимаются и уменьшают поток вибраций, проходящий через среднее ухо. Совместное действие этих мышц, направленное на снижение чувствительности среднего уха к интенсивным звукам, называется **акустическим рефлексом**.

С точки зрения адаптивности (сенсорных систем) акустический рефлекс аналогичен сужению зрачка в ответ на слишком яркую вспышку, способную причинить глазу вред (вспомните *рефлекс Витта,* описанный в главе 3). Эта аналогия еще более подчеркивается тем, что аналогично несколько запаздывающей реакции зрачка на мгновенную, неожиданную вспышку яркого света (например, на фотовспышку) акустический рефлекс проявляется не мгновенно. Время, необходимое для его приведения в действие, слишком велико, чтобы он мог защитить от таких однократных, внезапных и резких звуков, как те, что производят выстрелы, петарды или даже удары молотка. Однако он является эффективным средством защиты от постепенно нарастающих, громких и относительно низкочастотных звуков. Интересно отметить, что, акустический рефлекс вводится в действие непосредственно перед вокализацией. Благодаря этому он особенно полезен в тех ситуациях, когда речь идет о таких громких звуках средней частоты, генерируемых самим человеком, как громкий крик. (Громкий плач детей по тому или иному поводу — хороший пример самогенерируемых звуков, нуждающихся в ослаблении.) Разумеется, внезапные громкие звуки, как и внезапный яркий свет, чрезвычайно редки в природе, поэтому нет ничего удивительного в том, что механизмы адаптации к ним недостаточно эффективны. Однако в ситуациях, связанных с воздействием громкого шума, акустический рефлекс может оказаться полезен. Если вам нужно поработать молотком, начните стучать с максимально допустимой громкостью. Это «запустит» акустический рефлекс и таким образом частично перекроет доступ извне некоторым другим громким звукам.

Евстахиева труба. Как сказано выше, среднее ухо не только повышает эффективность входящих звуковых волн, но и с помощью акустического рефлекса защищает легко травмируемые структуры внутреннего уха от слишком громких звуков. Однако защитные функции среднего уха этим рефлексом не исчерпываются: защитную функцию исполняет также один из структурных элементов среднего уха. Хотя полость среднего уха имеет слепой конец, защищающий ее от непосредственного воздействия перепадов атмосферного давления, она связана с глоткой узким проходом длиной примерно 35–40 мм, называемым евстахиевой трубой (названной так в честь Бартоломео Евстахия, итальянского анатома XVI в., впервые описавшего и саму трубу, и ее функции). Благодаря евстахиевой трубе давление воздуха в среднем ухе равно наружному давлению. Следовательно, когда открыт рот, давление воздуха по обе стороны барабанной перепонки одинаково.

Мы ощущаем влияние небольшого перепада давлений тогда, когда у нас мерзнет голова: евстахиева труба спадает, вследствие чего давление в среднем ухе перестает уравниваться с наружным давлением. Результатом этого небольшого перепада давлений является временное и обычно раздражающее снижение слуха. Существенная разница в давлении по обе стороны барабанной перепонки чревата ее аномальными и даже болезненными смещениями. При воздействии очень громких звуков или при резких перепадах давления (например, при внезапной потере высоты самолетом) может произойти разрыв барабанной перепонки.

Костная передача звука. Обычно звук попадает в чувствительное внутреннее ухо, пройдя последовательно наружное и среднее ухо. Альтернативный путь звука

во внутреннее ухо — **костная передача звука**, процесс, в результате которого звуковая волна непосредственно попадает во внутреннее ухо, минуя барабанную перепонку, слуховые косточки и прочие структуры среднего уха. При этом звуки вызывают колебание костей черепа, непосредственно стимулирующих внутреннее ухо. Однако костная передача звука значительно менее эффективна, чем воздушно-жидкостная передача звуков, реализуемая в среднем ухе, поскольку кости способны передавать лишь низкие частоты.

Костная передача звука — не такое редкое явление, как можно было бы подумать. Вы сталкиваетесь с ним (с передачей колебаний костями черепа), когда грызете что-нибудь твердое, например морковь или сухарь. Звук бора, которым врач сверлит ваш зуб, вы тоже слышите в основном благодаря костной передаче звуков: вибрация бора передается сначала зубу, затем черепу и наконец достигает внутреннего уха.

Экспериментальное подтверждение

Костная передача звука

Доказать существование костной проводимости очень легко. Заткните уши «берушами» или кончиками пальцев (делать это нужно осторожно, чтобы не повредить барабанную перепонку) и начните разговаривать или жевать. Звуки, которые вы при этом слышите, — преимущественно низкочастотные звуки, дошедшие до внутреннего уха благодаря костной проводимости, минуя все структуры как наружного, так и среднего уха. Колебания воздуха, возникающие в полости рта, через вибрацию щек передаются нижней челюсти и в конце концов достигают внутреннего уха.

Способность костей черепа проводить звук объясняет, почему самому человеку его голос, записанный на магнитофонную пленку, при воспроизведении записи кажется чужим, в то время как другие его легко узнают. Дело в том, что магнитофонная запись воспроизводит ваш голос не полностью. Обычно, разговаривая, вы слышите не только те звуки, которые слышат и ваши собеседники (т. е. те звуки, которые воспринимаются благодаря воздушно-жидкостной проводимости), но и те низкочастотные звуки, проводником которых являются кости вашего черепа. Однако слушая магнитофонную запись собственного голоса, вы слышите только то, что можно было записать, — звуки, проводником которых является воздух.

Внутреннее ухо

Следующая стадия процесса передачи звукового давления — перемещение звуковой волны во *внутреннем ухе*, а именно движение стремени в водянистой жидкости внутреннего уха. Внутреннее ухо — небольшая (длиной 25–30 мм) трубчатая структура, представляющая собой спираль, образованную тремя примыкающими друг к другу витками, которая благодаря своей форме получила название **улитка** (по-латыни — *cochlea*). (На рис. 12.12 схематически представлены «развернутая» улитка и расположение ее основных структурных элементов.)

Улитка образована тремя полостями, или каналами. Центральный канал улитки называется **улитковым**, или **кохлеарным, каналом**; он проходит почти по всей

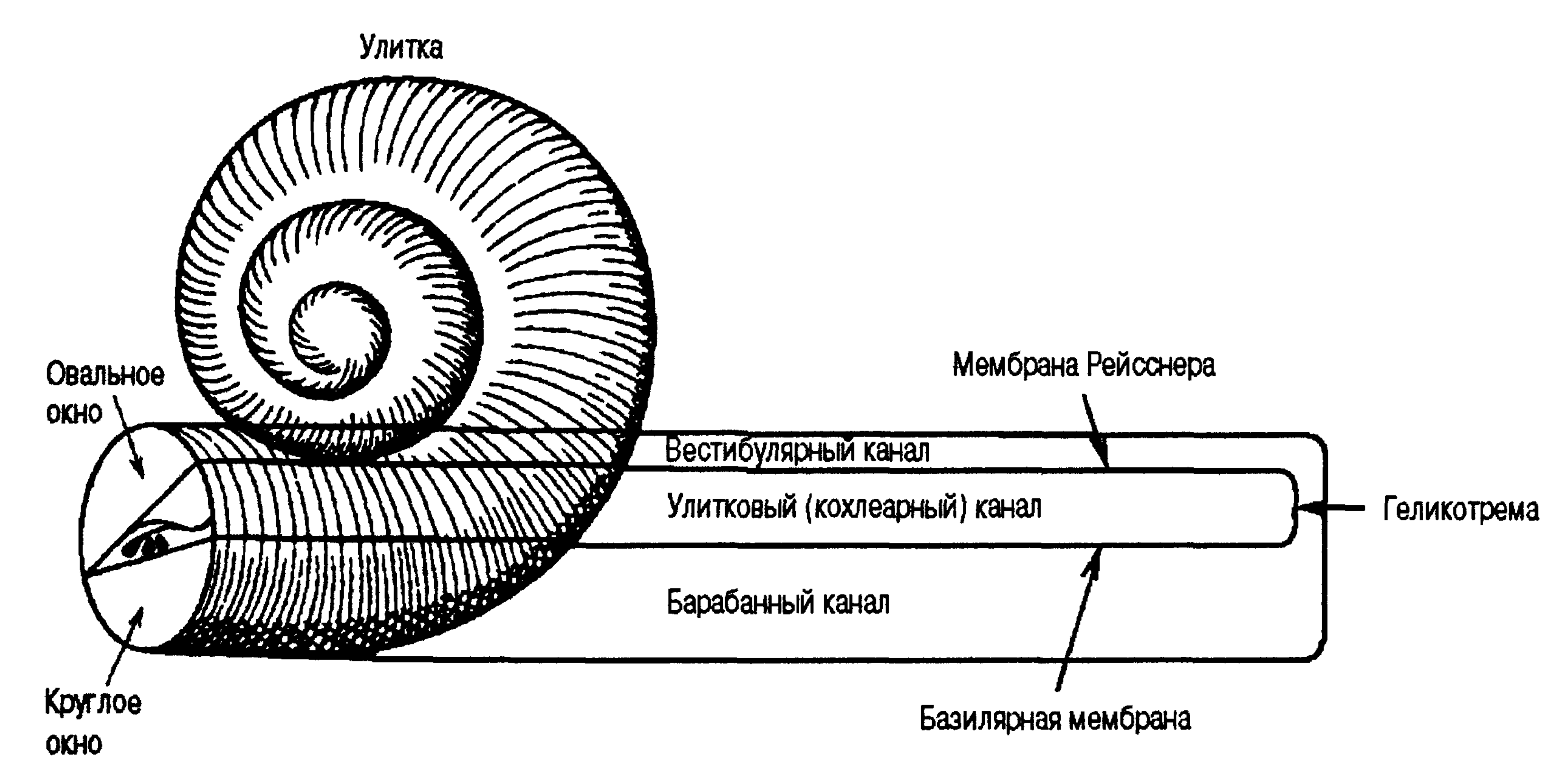


Рис. 12.12. «Развернутая» улитка (схематическое изображение)

ее длине и делит ее на два канала. Верхний канал, называемый **вестибулярным каналом** и начинающийся у овального окна, связан с нижним каналом, который называется **барабанным каналом.** Объединяет верхний и нижний каналы небольшое отверстие, расположенное в верхушке улитки и называемое **геликотремой**. Закрытое мембраной отверстие в основании барабанного канала называется **круглым окном** (см. рис. 12.10 и 12.11). Мембрана круглого окна расширяется, когда вследствие контакта стремечка с овальным окном происходит смещение жидкости. Вестибулярный и барабанный каналы заполнены жидкостью. Улитковый канал тоже заполнен жидкостью, но он никак не связан с двумя другими каналами.

Улитковый канал ограничен двумя мембранами: от вестибулярного канала — **мембраной Рейсснера**, а от барабанного канала — **базилярной мембраной**. Базилярная мембрана упруга и эластична, и ее смещение зависит от частоты воспринимаемого звука (Narayan et al., 1998). В то время как сама улитка сужается к верхушке, базилярная мембрана становится все шире и шире (рис. 12.13).

У основания, возле стремени, ширина базилярной мембраны менее 0,10 мм; по мере приближения к верхушке улитки базилярная мембрана расширяется, и вблизи геликотремы ее ширина уже равна 0,5 мм. Кроме того, у основания улитки базилярная мембрана значительно (примерно в 100 раз) менее эластична, чем у ее верхушки. Как станет ясно в дальнейшем, функция базилярной мембраны особенно важна для понимания механизма восприятия звука, поскольку именно на ней располагаются рецепторы слуха — *волосковые клетки.*

Кортиев орган. В центральном улитковом канале находятся специализированные сенсорные структуры, нервы и опорные ткани, преобразующие звуковые колебания в нервные импульсы. Общее название этой рецепторной структуры — **кортиев орган** (по имени итальянского анатома Альфонсо Корти, который первым описал его в 1851 г.). Структурные элементы кортиева органа, расположенного на базилярной мембране вдоль всей ее длины, представлены на рис. 12.14, на котором изображена улитка в разрезе.

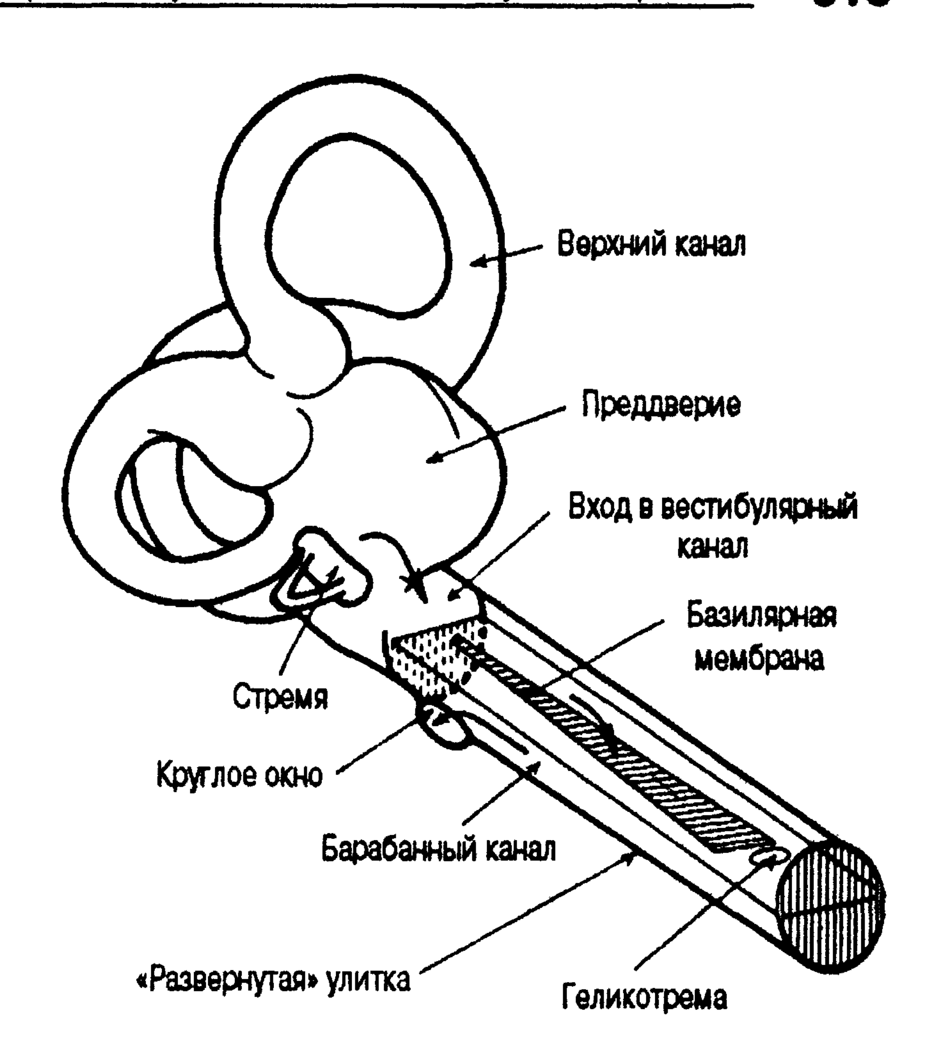


Рис. 12.13. Схематическое изображение внутреннего уха с «развернутой» улиткой
По мере приближения к геликотреме ширина базилярной мембраны увеличивается. Верхний канал и преддверие – компоненты вестибулярных органов, представленных на рис. 12.10. (*Источник*: G. von Bekesy. Experimental models of the cochlea with and without nerve supply. В кн.: G. L. Rassmussen & W. F. Windle (Edts.). *Neural mechanisms of the auditory and vestibular systems*. Springfield, Ill.: Charles C. Thomas, 1960. См. также G. von Bekesy. *Sensory inhibition*. Princeton, N. J.: Princeton University Press, 1967, p. 137)

В состав кортиева органа входят колонки специализированных *волосковых клеток*, объединенных в две группы, отделенные друг от друга кортиевым тоннелем. Клетки одной группы называются **внутренними волосковыми клетками** (их число равно приблизительно 3500), клетки другой группы — **наружными волосковыми клетками** (их число равно приблизительно 20 000); каждая клетка имеет до 100 тончайших, чувствительных нитевидных щетинок, называемых *стереоресничками*, или просто *ресничками*. Внутренние волосковые клетки образуют одну колонку, а наружные волосковые клетки — три колонки. От внутренних и наружных волосковых клеток отходит около 50 000 слуховых нервных волокон. Однако количество волокон, связанных с внутренними и наружными клетками, не равно и не пропорционально числу самих клеток. Приблизительно 90–95 % нервных волокон принадлежат относительно распыленным внутренним волосковым клеткам, а остальные 5–10 % — более многочисленным наружным волосковым клетками.

Эти существенные различия в нейронной структуре внутренних и наружных волосковых клеток наталкивают на мысль о том, что они, скорее всего, передают различные виды аудиальной информации. Так, на основании того, что внутренние волосковые клетки имеют значительно большее число нейронных связей, было высказано предположение, что они кодируют информацию о частоте звуков, а соответствующие им наружные волосковые клетки усиливают смещение базилярной мембраны, благодаря чему реакция внутренних клеток на частоту звука становится более обостренной (Dallos, 1992; Narayan et al., 1998; Nobili et al., 1998; Pickles, 1988; Scharf & Buus, 1986). Есть также и свидетельства в пользу того, что наружные волосковые клетки реагируют на низкоамплитудные, слабые звуки и играют важную роль в обнаружении звуков, интенсивность которых близка к абсолютному порогу (Nobili et al., 1998; Prosen et al., 1981).

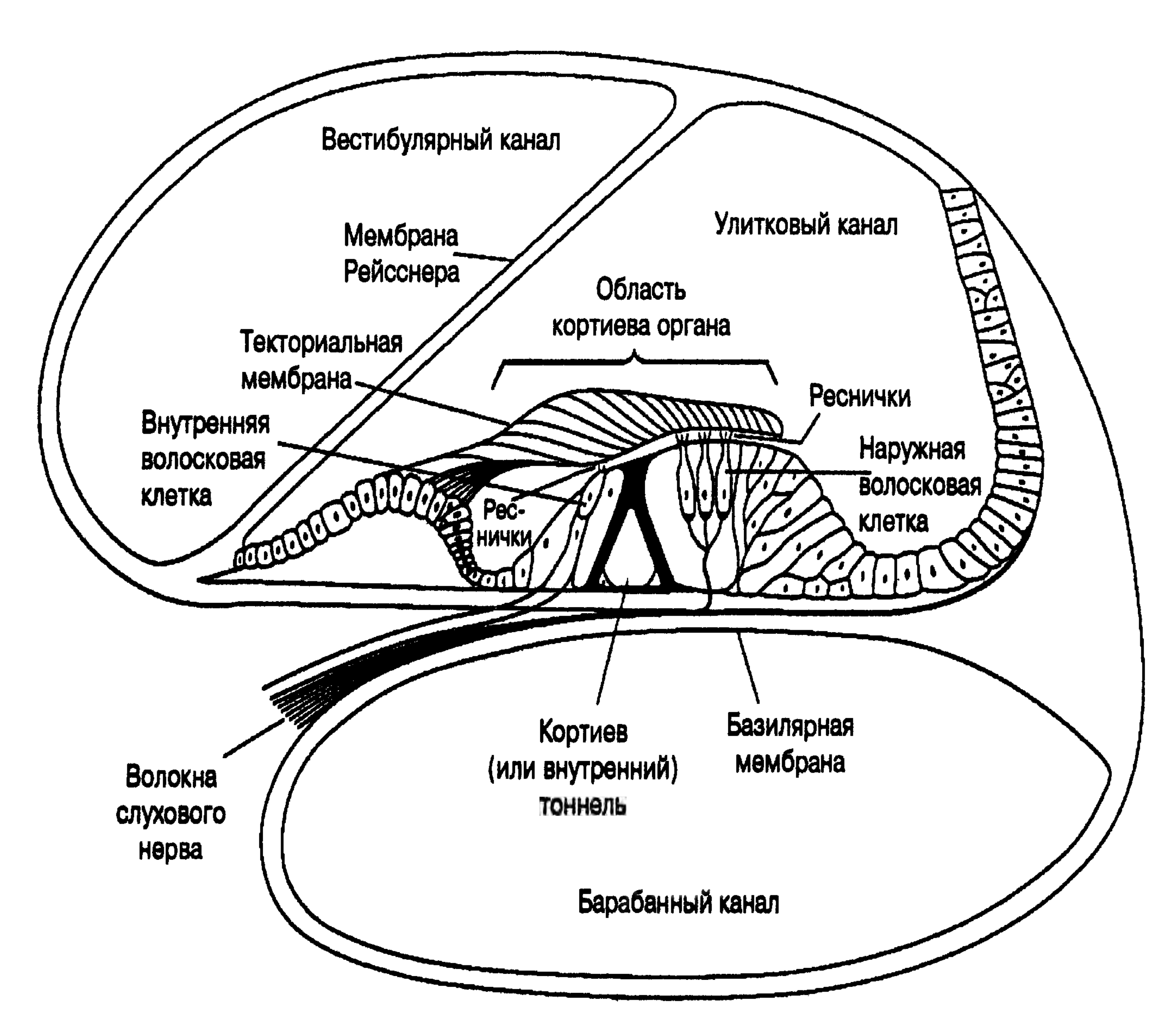


Рис. 12.14. Каналы улитки (в разрезе)

Улитковый канал отделен от вестибулярного канала мембраной Рейсснера, а от барабанного канала – базилярной мембраной. В улитковом канале находится кортиев орган, состоящий из внутренних и наружных волосковых клеток, связанных с ними ресничек и волокон слухового нерва. Непосредственно над кортиевым органом располагается текториальная мембрана, с которой при смещении базилярной мембраны приходят в соприкосновение тончайшие реснички волосковых клеток

Наружные волосковые клетки могут также способствовать тому, что ухо — спонтанно или в ответ на аудиальную стимуляцию — само начинает генерировать звуки: при всей кажущейся необычности этого феномена его существование доказано. Генерируемые ухом звуки называются *отоакустическими эмиссиями* (от греческого слова *otos*, что значит «ухо»). Хотя мы сами совершенно не замечаем этих звуков, их можно записать с помощью миниатюрного микрофона, введенного в наружный слуховой проход (Kemp, 1978, 1979). Как правило, отоакустические эмиссии имеют низкую амплитуду (в пределах 20 дБ) и частоту от 1000 до 2000 Гц. В пользу того, что в их возникновении активно участвуют наружные волосковые клетки, свидетельствует следующий факт: такие лекарственные препараты, как аспирин в больших дозах и хининсульфат, понижающие активность наружных волосковых клеток, одновременно подавляют и отоакустические эмиссии (McFadden & Pasanen, 1994). Интересно, что аудиальная стимуляция одного уха может вызвать отоакустическую эмиссию во втором, нестимулируемом ухе (Harrison & Burns, 1993).

Какую бы конкретную функцию ни исполняли эти чувствительные волосковые клетки, именно благодаря им проходит последняя стадия преобразования механи-

ческих колебаний в нервные импульсы. Как показано на рис. 12.14, более длинные реснички наружных волосковых клеток соприкасаются с **текториальной мембраной**, нависающей над ними (наряду с базилярной текториальную мембрану иногда причисляют к вспомогательным компонентам кортиева органа). Только один конец текториальной мембраны зафиксирован, и ее часть простирается вдоль всей длины улиткового канала. При соприкосновении стремени с овальным окном внутри улитки возникают колебания, приводящие в движение базилярную мембрану. Движение базилярной мембраны, в свою очередь, наклоняют реснички волосковых клеток в сторону текториальной мембраны. Эта стимуляция ресничек вызывает изменение электрического потенциала в волосковых клетках, и начинается первая стадия процесса нейронной трансмиссии. Именно на этой стадии механическая энергия в виде колебательных движений преобразуется в нервные импульсы.

Слуховой нерв

Нервные волокна, примыкающие к волосковым клеткам и пронизывающие базилярную мембрану по всей длине, объединясь, образуют слуховой нерв. Отдельные волокна, образующие слуховой нерв, объединяются таким образом, что волокна, отходящие от соседних участков базилярной мембраны, приходят в соседние точки слуховой коры головного мозга. Подобная организация имеет функциональное значение. Верхушка базилярной мембраны вблизи геликотремы преобразует в нервные импульсы преимущественно низкочастотные сигналы; по мере возрастания частоты сигналов зона их обработки смещается все дальше и дальше к основанию базилярной мембраны, в сторону стремени (рис. 12.15). Иными словами, организация базилярной мембраны и ее «зоны ответственности» — *частотно специфичны.*

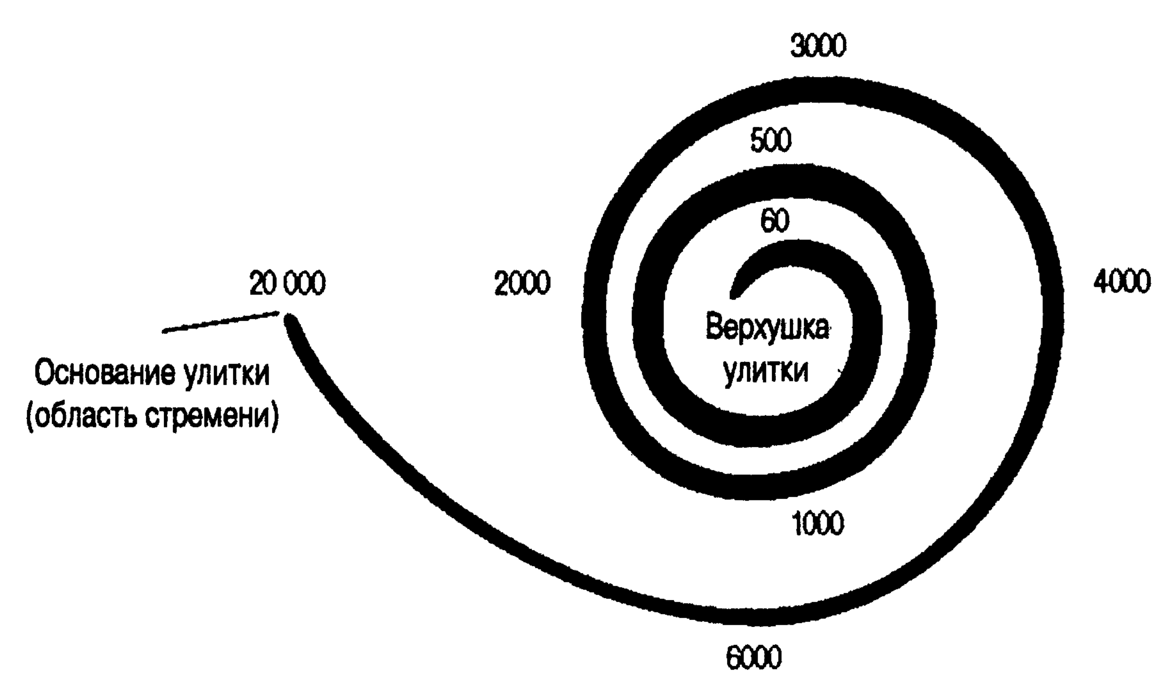


Рис. 12.15. Частотно специфичные участки базилярной мембраны (схема)

Из этой схемы следует, что максимальная активность участков мембраны по отношению к аудиальным сигналам зависит от частоты последних. Хотя участки базилярной мембраны отмечены лишь приблизительно и приведены примерные значения частот, важно следующее: максимальная активность разных участков базилярной мембраны разная и зависит от частоты звука, а именно: верхушка улитки, где базилярная мембрана широка, максимально активна по отношению к низкочастотным звукам, а основание улитки, где базилярная мембрана узка, наиболее активно обрабатывает высокочастотные сигналы

Подобная пространственно упорядоченная организация нейронных элементов, соответствующая дифференциальному подходу к обработке сигналов разных частот, называется **тонотопической организацией**. Функционально тонотопическая организация обеспечивает системную обработку информации об аналогичных частотах, представленной в прилегающих друг к другу нейронных структурах. Это значит, что определенная зона слуховой коры избирательно реагирует на определенные частоты. Специфичность реакции на частоту стимула присуща всем уровням аудиальной системы. Мы вернемся к обсуждению тонотопической организации базилярной мембраны в следующем подразделе.

Измерение активности слухового нерва. Результаты измерения электрической активности отдельных волокон слухового нерва при воздействии на него различных звуков свидетельствуют о том, что некая форма специфичности реакции присуща и образующим его волокнам. Хотя многие из них реагируют на звуки, имеющие разные характеристики, преобладают волокна, избирательно реагирующие на определенные частоты; их иногда называют **волокнами, настроенными на определенную частоту**, чем подчеркивают их максимальную чувствительность к очень узкому интервалу частот. Как следует из **кривых частотной настройки**, представленных на рис. 12.16, каждому настроенному на определенную частоту нервному волокну соответствует некая частота, чувствительность к которой у него максимальна, т. е. такая звуковая волна, интенсивность которой, необходимая для

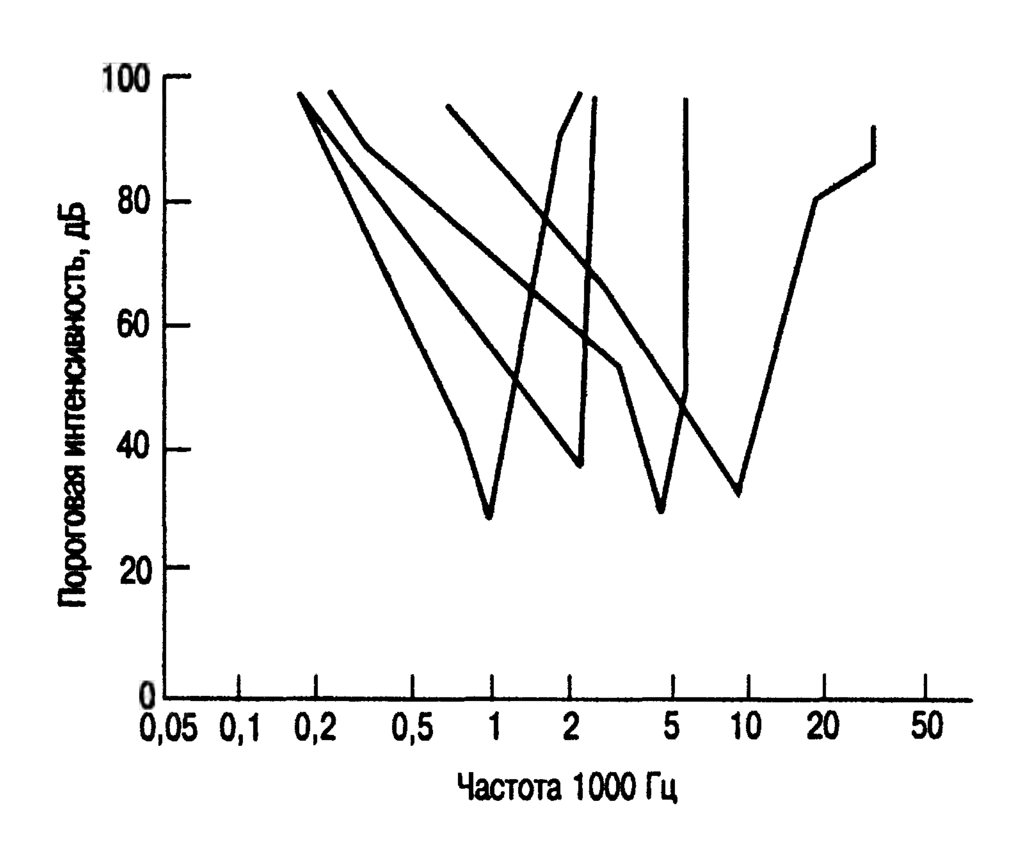


Рис. 12.16. Кривые частотной настройки четырех разных волокон слухового нерва

Реакция данного волокна зависит от частоты стимула Каждая кривая – результат выявления самой низкой интенсивности тона определенной частоты, необходимой для того, чтобы стимул был замечен (т. е. для того, чтобы вызвать пороговую реакцию) Частота тона, при которой абсолютный порог данного волокна минимален, называется характеристической, или наилучшей, частотой Например, второе волокно достигает порога при стимуляции своей наилучшей частотой, равной примерно 2000 Гц, или 38 дБ Обратите внимание на то, что при воздействии на нервное волокно стимула, частота которого выше или ниже его характеристической частоты, порог данного волокна возрастает. Обращаем ваше внимание также и на то, абсцисса – логарифмическая шкала. (*Источник*: Katsuki, 1961; Katsuki et al., 1959)

достижения нервным волокном его абсолютного порога, минимальна. Эта частота называется **наилучшей**, или **характеристической**, **частотой**.

Следовательно, при увеличении или уменьшении частоты стимула по сравнению с *наилучшей* чувствительность волокна уменьшается и возрастает его абсолютный порог. Результаты подобных экспериментов свидетельствуют о том, что слуховой нерв образован волокнами, которые избирательно и точно настроены на все потенциально слышимые частоты.

Теперь мы переходим к рассмотрению вопроса о том, как внутреннее ухо реагирует на разные частоты и обрабатывает содержащуюся в них информацию.

Функции внутреннего уха

Как правило, колебания, являющиеся источником воспринимаемых нами звуков, передаются от барабанной перепонки слуховым косточкам среднего уха, овальному окну и далее — улитке. Однако решающую роль в активации волосковых клеток и связанных с ними нервных волокон кортиева органа играет деформация центрального улиткового канала, и степень этой активации может быть разной. Следовательно, чтобы понять механизм возникновения слуховых ощущений, нам нужно в первую очередь разобраться в том, как базилярная мембрана и кортиев орган обрабатывают входящую аудиальную информацию.

Известны две основные теории слуха (правильнее было бы назвать их механизмами), объясняющие, каким образом сенсорные структуры уха так обрабатывают информацию о частоте звуков, что у нас появляется возможность воспринимать абсолютную высоту тона. Хотя известны различные варианты обеих теорий, обычно их для удобства называют *теорией места* и *временнбй теорией*.

Теория места

Создатели **теории места** исходили из строго *тонотопической* организации волосковых клеток кортиева органа. Это значит, что каждой стимульной частоте соответствует свое строго определенное место на базилярной мембране (см. рис. 12.15). Следовательно, в зависимости от их частоты колебания жидкости, содержащейся в улитке, вызывают смещения разных участков базилярной мембраны. Эти разные участки, в свою очередь, стимулируют связанные с ними волосковые клетки и соответствующие последним нервные слуховые волокна. Более конкретно эту мысль можно выразить следующим образом: волосковые клетки, расположенные у основания базилярной мембраны, отличаются повышенной чувствительностью к высокочастотным звукам, а волосковые клетки вблизи верхушки улитки или геликотремы, напротив, более активно реагируют на стимуляцию низкими частотами. Кроме того, как уже отмечалось выше, организация по тонотопическому принципу свойственна всем уровням аудиальной системы — от нервных волокон, исходящих от базилярной мембраны, до слуховой коры головного мозга. А это значит, что нервные волокна, связывающие базилярную мембрану со слуховой корой, переносят информацию о тех же самых определенных частотах, что и участок мембраны, который они иннервируют. Следовательно, теория места описывает простран-

ственный код частоты. Таким образом, основой этой теории является представление о том, что разные частоты возбуждают разные участки базилярной мембраны (а также непосредственно связанные с этими участками волосковые клетки и принадлежащие им волокна слухового нерва и нейронные структуры аудиальной коры), благодаря чему мы и слышим звуки разной абсолютной высоты.

Ранняя версия теории места принадлежит Германну фон Гельмгольцу, который сформулировал ее в 1863 г., высказав предположение о пространственном распределении частот в улитке (т. е. о том, что резонансные свойства ее разных участков различны). Однако основным современным приверженцем теории места следует признать Георга (Дьердя) фон Бекеши (1899–1972), открывшего физический механизм возбуждения во внутреннем ухе и ставшего первым физиком — лауреатом Нобелевской премии в области физиологии и медицины (1961). Бекеши изучил процессы, протекающие во внутреннем ухе, и получил экспериментальные доказательства справедливости теории места.

Перемещение бегущей волны в улитке. Вклад, который Бекеши внес в понимание процессов, происходящих во внутреннем ухе, во многом определяется его исследованиями в области *гидродинамики* внутреннего уха и изучением уникального влияния частоты звука на смещение базилярной мембраны.

Когда под воздействием стремени начинает вибрировать овальное окно, его колебания передаются базилярной мембране, на которой располагаются рецепторы слуха — волосковые клетки. В результате вдоль базилярной мембраны возникает определенный *паттерн* вибраций, соответствующий уникальному виду волнового движения — **бегущей волне**. Бегущая волна аналогична волне, перемещающейся по поверхности воды. Чтобы понять, что такое бегущая волна, представьте себе кусок веревки, один конец которой закреплен и неподвижен, а второй зажат в вашей руке. Стоит вам взмахнуть рукой, как веревка приходит в движение, и ее движение создает именно то, что называется волной. Эта волна бежит вдоль веревки по направлению к зафиксированному концу. Где именно возникнет ее пик, в какой точке веревки, зависит от того, насколько быстро (с какой частотой) вы взмахиваете рукой.

Аналогичный этому процесс происходит и во внутреннем ухе: бегущие волны возникают в жидкости, которая содержится в улитке и приходит в движение вследствие воздействия стремени на овальное окно. Эти бегущие волны перемещаются вдоль базилярной мембраны от ее основания (вблизи стремени и овального окна) к верхушке (вблизи геликотремы) (рис. 12.17).

После достижения волной пика ее движение быстро прекращается. Следовательно, бегущая волна — это уникальная форма волнового движения, при котором максимальному смещению предшествует прохождение определенных точек. Кривая, на которую укладываются эти точки, расположенные вдоль базилярной мембраны, называется **огибающей бегущей волны** (рис. 12.18).

В какой именно точке, расположенной вдоль базилярной мембраны, бегущая волна достигнет своего пика, зависит от частоты звука. Максимальное смещение, а следовательно, и форма огибающей бегущей волны для разных частот разные. Бегущая волна, возникающая под влиянием высокочастотных звуков, вызывает

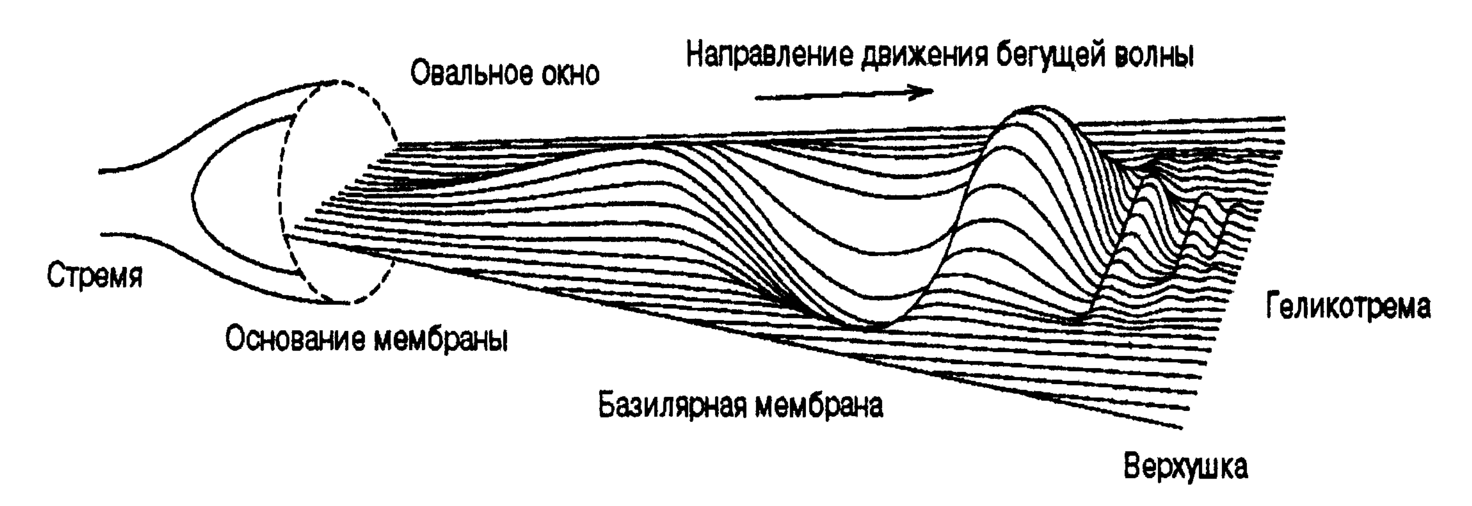


Рис. 12.17. Схематическое изображение бегущей волны, перемещающейся вдоль базилярной мембраны по направлению от основания к верхушке и деформирующая ее (улитка «развернута»)

значительное смещение лишь небольшого участка базилярной мембраны вблизи стремечка, активность большей части мембраны при этом незначительна. Низкочастотные звуки в отличие от высокочастотных создают такие бегущие волны, которые приводят в движение практически всю базилярную мембрану. Паттерн вибраций, создаваемый движением стремечка, преобразует различные звуковые частоты в разные уровни активности в разных точках, расположенных вдоль базилярной мембраны. Образование бегущей волны имеет определяющее значение для анализа звука аудиальной системой, поскольку *паттерн* смещений базилярной мембраны зависит от *частоты* звукового стимула.

Разнообразные эксперименты, проведенные Бекеши, подтвердили его предположения о переносе вибраций бегущими волнами. Созданные им механические модели, которые в точности воспроизвели и эластичность компонентов внутреннего уха, и характер их взаимодействия, позволили получить информацию о сенсорных эффектах многих физических процессов, протекающих в улитковом канале (Békésy, 1955). Однако Бекеши не ограничился одними механическими моделями, он проводил также и эксперименты, в которых непосредственно оценивал активность улитки, используя для этого различные анатомические препараты улитки человека и животных. В некоторых опытах он помещал в улитку тончайшие порошки, металлические или угольный, и под микроскопом наблюдал за их движением во время стимуляции улитки. Он также прорезал окошки в разных местах улитки человека и изучал зависимость паттернов вибрации базилярной мембраны от частоты источника звука, генерирующего бегущую волну. Результаты одного из этих экспериментов графически представлены на рис. 12.19.

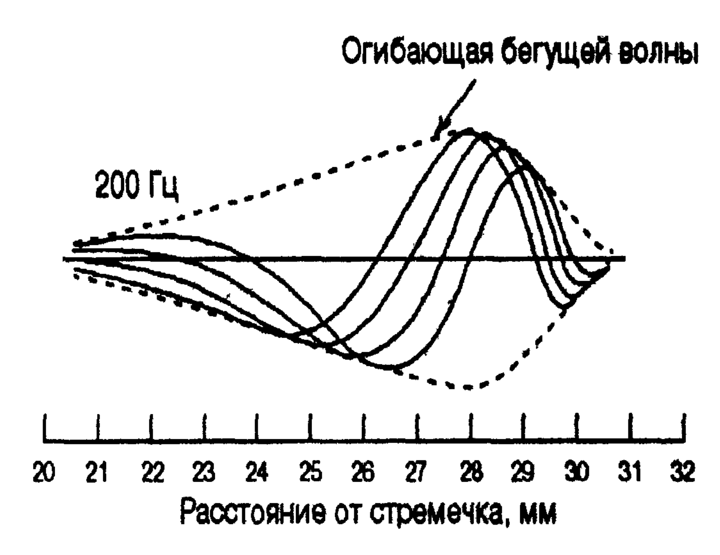


Рис. 12.18. Огибающая тона с частотой 200 Гц

Форма огибающей определяется набором точек, через которые проходит бегущая волна, перемещающаяся вдоль базилярной мембраны. (*Источник:* Bekesy, 1953)

Паттерны движения практически совпали с теми паттернами, которые Бекеши наблюдал, работая с механическими моделями. *Следовательно, изменения положения максимального смещения базилярной мембраны при изменении частоты источника стимуляции овального окна имеют системный характер.*

Итак, по данным Бекеши, движение стремечка относительно овального окна вызывает смещение жидкости и образование бегущей волны, которая начинается у основания базилярной мембраны и перемещается в сторону ее верхушки. На своем пути волна стимулирует улитковый канал и механически смещает прилегающие к нему структурные элементы улитки, в первую очередь — реснички волосковых клеток. Как видно из рис. 12.20, высокочастотные колебания создают бегущие волны, которые достигают максимального смещения в точке, лежащей вблизи стремечка, и быстро гаснут. В отличие от них низкочастотные колебания приводят к образованию бегущих волн, максимальные смещения которых, достигаемые вблизи верхушки улитки, несколько сглажены. При стимуляции источниками очень низких частот смещается почти вся базилярная мембрана целиком, однако максимум колебаний приходится на верхушку. Таким образом, можно сказать, что теория места описывает пространственный частотный код.

В этой связи уместно подчеркнуть следующее. Во-первых, местоположение пика бегущей волны определяется *частотой* стимула. Высокочастотные звуки создают бегущие волны, пики которых располагаются в непосредственной близости от области стремени (рис. 12.20), а низкочастотные звуки создают более широкие волны с относительно сглаженными пиками, располагающимися вблизи верхушки. Во-вторых, пик бегущей волны — это *место* наибольшего смещения базилярной мембраны. Следовательно, и смещение волосковых клеток, лежащих на этом участке мембраны, и их ресничек под воздействием ее максимального смещения тоже максимально. Иными словами, частота колебаний и соответствующая ей бегущая волна вызывают максимальное смещение базилярной мембраны в одном определенном месте, стимулируя тем самым определенную группу волосковых клеток (реснички клеток наклоняются в сторону текториальной мембраны, представленной на рис. 12.14). Следовательно, основой анализа частоты является дифференциация состояний базилярной мембраны (Ruggero, 1994).

На основании теории места был объяснен не только механизм восприятия звуков разной частоты, но и то, как базилярная мембрана участвует в обработке информации об амплитуде, или интенсивности, звука (т. е. звуков разной громкости). Считается, что чем интенсивнее звук, тем больший участок базилярной мембраны участвует в его восприятии (Glaser & Haven, 1972). Следовательно, при постоянной частоте амплитуда, или высота, пика бегущей волны определяется интенсивностью звука. Увеличение амплитуды колебания базилярной мембраны интенсифицирует стимуляцию волосковых клеток и ресничек и их контакт с текториальной мембраной, а также повышает активность нервных волокон, что приводит к более ярко выраженной нейронной активности и, как следствие, к усилению восприятия громкости.

Подводя итог, можно сказать, что в соответствии с теорией места частотный анализ и восприятие высоты звука определяются строгой дифференциацией активности различных участков базилярной мембраны и тем, какие именно волосковые

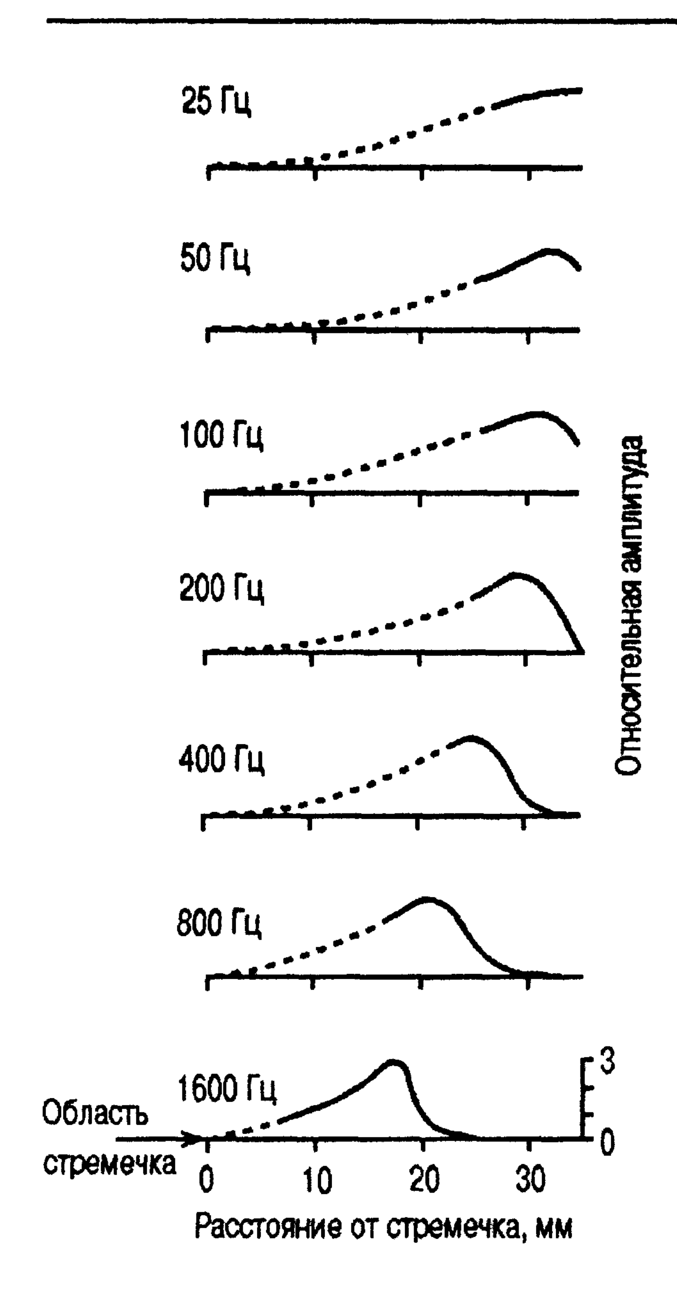


Рис. 12.19. Огибающие колебаний базилярной мембраны (анатомический препарат) при разных частотах

По мере увеличения частоты стимула амплитуда максимального смещения постепенно сдвигается к стремени. Сплошными линиями описаны реальные экспериментальные данные, пунктирными – экстраполяция. (*Источник:* Bekesy, 1949)

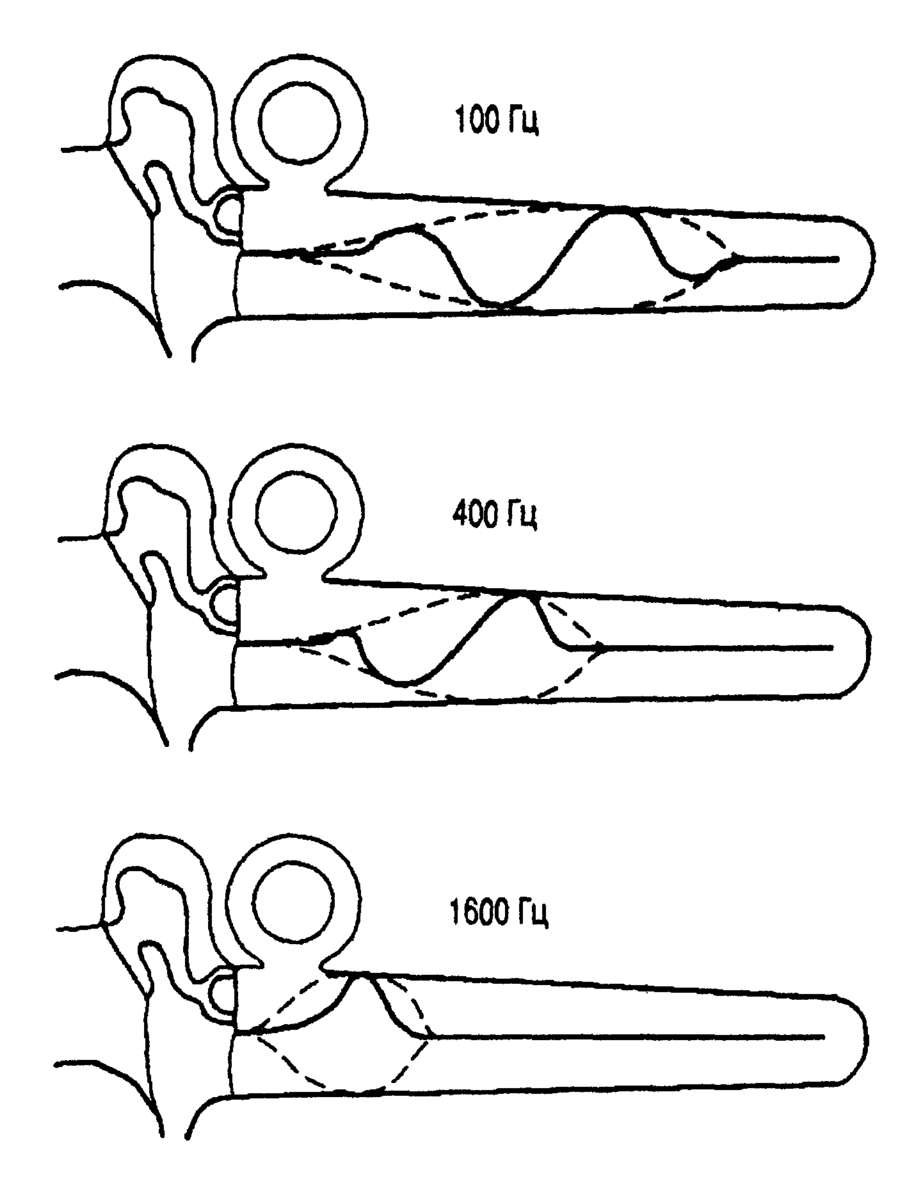


Рис. 12.20. Схематическое изображение улитки, бегущих волн и их огибающих для трех разных частот

Обратите внимание на то, что бегущая волна, созданная низкой частотой (100 Гц), растянулась почти вдоль всей длины улитки, но амплитуда ее смещения сравнительно плоская. Обращаем ваше внимание также и на то, что с увеличением частоты пик, соответствующий максимальному смещению бегущей волны внутри каждой огибающей, постепенно, но неуклонно смещается в сторону основания (в область стремени). Как следует из самого нижнего рисунка (1600 Гц), смещение внутри улитки, создаваемое высокими частотами, ограничено областью стремени. (Представленные данные имеют приблизительный характер.) (*Источник:* Yost & Nielsen, 1977)

клетки иннервируются. Обработка информации об интенсивности, или амплитуде, аудиального стимула и возникающее вследствие этой обработки ощущение громкости звука определяются уровнем нейронных импульсов, генерируемых в результате смещения базилярной мембраны.

Временна́я теория

Основной альтернативой теории места, созданной Бекеши, является **временна́я теория** (ее также называют **частотной**, или **телефонной, теорией**) (Wever & Bray, 1930). Сторонники этой теории исходят из того, что базилярная мембрана колеблется как единое целое, воспроизводя частоту колебания звука. В результате этого потенциалы действия в нейронах аудиальной системы возникают с той же самой

частотой, какая присуща звуковому стимулу. Следовательно, частота передается слуховому нерву напрямую, в результате колебаний структурных элементов улитки, и этот процесс во многом похож на передачу звуков диафрагмой телефонного аппарата или микрофона. Так, при частоте стимула 250 Гц слуховой нерв пропускает 250 нервных импульсов в секунду, при частоте 500 Гц и 1000 Гц — соответственно в два и в четыре раза больше. Согласно временнóй теории, воспринимаемая высота звука определяется частотой прохождения импульсов по слуховому нерву, которая, в свою очередь, коррелирует с частотой звуковой волны. Следовательно, в восприятии абсолютной высоты тона роль анализатора принадлежит мозгу.

Экспериментальные данные о кодировании сравнительно низких частот подтверждают теорию соответствия частоты, согласно которой паттерн возникновения потенциалов действия в слуховом нерве синхронен частоте аудиального стимула (Rose et al., 1967). Например, в ответ на стимуляцию звуком с частотой 250 Гц потенциалы действия в нервных волокнах слухового нерва должны возникать раз в 4 мс, или 250 раз в секунду. Таким образом, благодаря **фазовому**, или **временнóму, запиранию** время между импульсами будет определяться частотой звука, а это значит, что паттерн импульсов в слуховом нерве регулярен и имеет временнýю «привязку» к частоте стимула. Следовательно, информация о частоте аудиального стимула может быть закодирована и передана паттерном нейронной активности слухового нерва во времени.

Убедительные доказательства правоты сторонников временнóй теории получены при изучении механизма детектирования и различения частот рыбами. У рыб есть и волосковые клетки, и слуховые нервы, но отсутствуют такие периферические анализаторы частоты, как улитка или базилярная мембрана, необходимые для реализации механизма, лежащего в основе теории места. Однако исходя исключительно из эффекта запирания фазы исследователи установили, что рыбы некоторых видов, в том числе золотая рыбка, чувствительны к звукам с частотой от 100 до 4000 Гц, причем пик их чувствительности соответствует частотам от 600 до 700 Гц (Weiss, 1966; Weiss, Strother & Hartig, 1969). Точно так же, основываясь только на механизме, предложенном создателями временнóй теории, Фэй доказал, что золотая рыбка различает звуки в интервале частот вплоть до 1000 Гц (Fay, 1970).

Принцип «очередности». Основной аргумент критиков временнóй теории заключается в том, что частота возникновения потенциалов действия в единичном нервном волокне ограничена 1000 потенциалов в секунду, а это значит, что оно не способно воспринимать частоты, превышающие 1000 Гц. Иными словами, единичное нервное волокно не способно воспринимать все частоты, воспринимаемые человеческим ухом. Учтя это возражение, Уивер и Брэй внесли дополнение во временнýю теорию, предположив, что потенциалы действия не возникают одновременно во всех нервных волокнах (Wever & Bray, 1937). Более вероятно то, что общая нейронная активность распределена между группой слуховых нервных волокон (рис. 12.21).

Итак, Уивер и Брэй предположили, что паттерны нейронной активности слуховых волокон «кооперируются» таким образом, что в группе, или в *«очереди»*,

волокон потенциалы действия возникают в разное время, т. е. когда в одних волокнах возникают потенциалы действия, другие находятся в неактивном состоянии, характеризуемом потенциалом покоя. Результирующий эффект таков, что паттерн нейронной активности слуховых волокон совпадает с частотой звуковой волны. Иными словами, имеет место синхронизация паттерна нейронной активности нескольких волокон и частоты звукового стимула. Подобная трактовка называется **принципом «очередности»** (Wever, 1949). В пользу этого механизма свидетельствует своего рода «очередность», обнаруженная при изучении активности единичных нейронов (данные, полученные для частот до 1050 Гц, представлены в работе Galambos & Davis, 1943).

Исходя из этого принципа можно также объяснить, почему изменения амплитуды, или интенсивности, звуковой волны, а следовательно и ощущение громкости звука, не зависят от его частоты. Увеличение амплитуды приводит к увеличению частоты импульсов потенциалов действия в каждом пучке. По мере увеличения амплитуды звука увеличивается и число нервных волокон, объединяющихся в «очереди». Результирующим эффектом увеличения амплитуды становится увеличение общего числа потенциалов действия «на одну очередь», но частота возникновения потенциалов не изменяется.

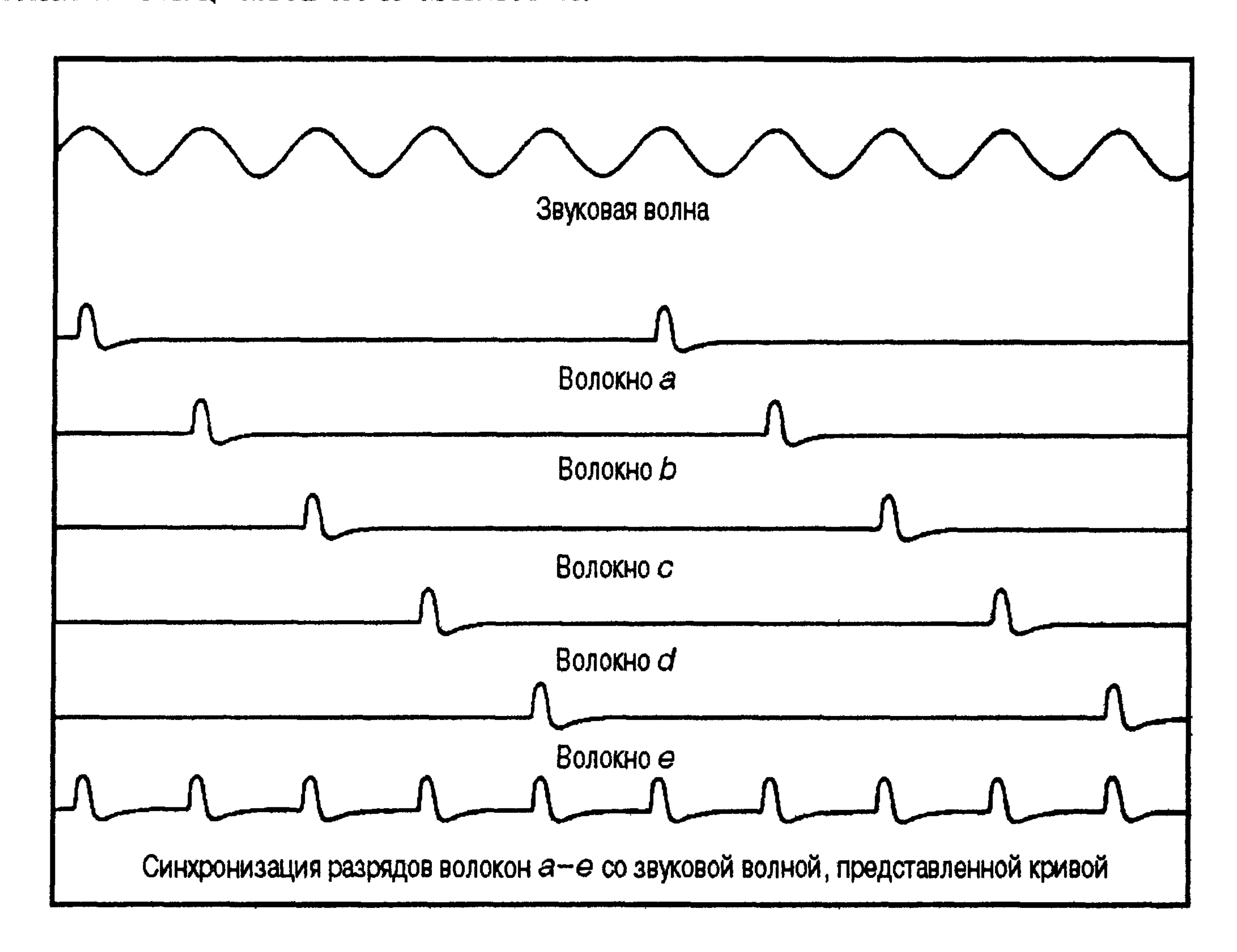


Рис. 12.21. Принцип «очередности»

Верхняя кривая – звуковая волна, скорость которой слишком велика для того, чтобы единичное нервное волокно могло синхронизироваться с ней. Но ее общая активность может распределиться между несколькими волокнами. Кривые – нервные волокна *a*, *b*, *c*, *d* и *e*, потенциалы действия в которых возникают в разное время, но таким образом, что они соответствуют разным пикам звуковой волны. Нижняя кривая описывает суммарный эффект разрядов всех волокон (от *a* до *e*): эта результирующая реакция абсолютно синхронна частоте стимульной волны

Синтез теории места и временнóй теории

Современная теория слуха представляет собой сочетание теории места и временнóй теории, а это значит, что в основе восприятия высоты тона могут лежать два независимых друг от друга, но взаимосвязанных механизма, каждый из которых реализуется для ограниченного интервала частот. Высокие частоты эффективно кодируются механизмом, на котором базируется теория места. Это подтверждается тем, что конкретное место смещения базилярной мембраны чрезвычайно избирательно и настроено на узкий интервал высоких частот. Действительно, высокочастотные звуки генерируют бегущие волны, пик которых приходится на совершенно определенные точки, расположенные вдоль базилярной мембраны. Этот специфический участок мембраны, в свою очередь, активирует различные группы волосковых клеток и слуховых волокон.

Однако вспомните, что звуковые волны с частотами ниже 1000 Гц создают весьма широкий и плоский паттерн вибраций базилярной мембраны (см. рис. 12.19 и 12.20). Это значит, что ее максимальное смещение значительно менее специфично, чем смещение под воздействием высокочастотной стимуляции, и не имеет такой строгой локализации. Следовательно, объяснение восприятия низких частот создает для теории места некоторую проблему, ибо, как уже отмечалось выше, теория места исходит из того, что определенной частоте соответствует максимальное смещение совершенно определенного участка базилярной мембраны. Однако временнóй теории вполне по силам решить ее: при частотах, не превышающих 1000 Гц, вся базилярная мембрана целиком вибрирует синхронно частоте изменений давления, фиксируемой улиткой.

Есть все основания считать, что в кодировании информации о частоте задействованы оба механизма — и механизм, лежащий в основе теории места, и механизм, на котором базируется временнáя теория. Уиверу, самому активному стороннику временнóй теории, принадлежат следующие слова· «Когда речь идет о восприятии низких частот, правит бал временнáя теория, когда речь идет о высокочастотных волнах — теория места, а когда речь идет о средних частотах, они работают вместе» (Wever, 1949, p. 190). Бекеши тоже признавал, что в восприятии волн с частотой ниже 50 Гц основную роль играет механизм, предложенный авторами временнóй теории, в восприятии волн с частотой выше 3000 Гц — механизм, на котором основана теория места, а в интервале частот от 50 до 3000 Гц реализуются оба механизма. (Как станет ясно из материала, изложенного в главе 14, именно этот частотный интервал имеет для человека критически важное значение.)

Эта функциональная кооперация подтверждается экспериментальными данными. Результаты исследования, объектом которого был глухой на одно ухо человек, свидетельствуют о том, что в зависимости от того, какой участок слухового нерва больного уха подвергался стимуляции с помощью введенного в него электрода, наблюдались различные частотные эффекты (Simmons et al., 1965). Иными словами, в пользу теории места свидетельствует тот факт, что наблюдавшиеся частотные эффекты коррелировали с *местом* введения электрода (см. также Townshend et al., 1987). Однако Симмонс с коллегами получили и свидетельства в пользу временнóй теории: изменение стимульной частоты от 20 до 300 Гц независимо от места введения электрода приводило к изменению высоты звука, образовавшегося

в результате стимуляции (см. также: Rose et al., 1967). Для объяснения восприятия всего интервала частот, кодируемого аудиальной системой человека, нужны оба механизма.

Патологии слуха

К патологиям слуха относятся различные его нарушения, начиная с тех, которые проявляются в систематическом нарушении восприятия звуков, и кончая полной утратой аудиальной системой способности реагировать на какие бы то ни было звуки. В этом разделе мы рассмотрим некоторые из основных патологий аудиальной системы.

Шум в ушах

Этим термином (латинское название — *tinnitus*) обозначается определенное состояние человека, выражающееся в том, что при отсутствии звукового стимула он постоянно — одним ухом или обоими ушами одновременно — слышит какой-то звук или шум. Шум в ушах может быть как временным явлением, так и хроническим. Наиболее характерный признак этого недуга — стойкое ощущение гула или звона в ушах, причем обычно слышат высокие звуки. Шум в ушах может возникнуть по разным причинам, в том числе и без всяких патологических изменений органов слуха. Во многих случаях шум в ушах не признается заболеванием, а воспринимается врачами как симптом какой-то болезни уха. Шумом в ушах могут сопровождаться некоторые инфекционные заболевания и подъем температуры. Нередко он является следствием травмы улитки, вызванной воздействием чрезвычайно интенсивных звуков или некоторых лекарственных препаратов. Установлено, что примерно 1 % населения страдает от шума в ушах, который ослабляет и раздражает людей. С возрастом вероятность подобного состояния заметно увеличивается: от периодического шума в ушах страдают более 10 % лиц старше 60 лет.)

Причина возникновения шума в ушах изучена недостаточно, и нет отработанного метода лечения хронических случаев (Seppa, 1998). Результаты исследований, проведенных в последнее время с использованием такого метода визуализации работы мозга, как ПЭТ, позволяют предположить, что в некоторых случаях причиной шума в ушах скорее являются аномальные процессы, происходящие в аудиальной коре головного мозга, а не в улитке внутреннего уха (Lockwood et al., 1998; Rauschecker, 1999).

Большинство пациентов со временем успешно адаптируются или приспосабливаются к непрекращающемуся внутреннему «шуму». Один небезынтересный метод борьбы с ним заключается в смягчении стойких фантомных звуков другими звуками, играющими роль маскирующего шума (или «маски»). Маской обычно служит «белый шум», представляющий собой сложную смесь звуков разных частот и интенсивностей, которая воспринимается как шипение выходящего под давлением пара или шум морских волн. Генератором шума-«маски» является приспособление, похожее на слуховой аппарат или портативный плейер. В некоторых случаях «маска» перекрывает и понижает уровень фантомного звука до терпимого уровня, но от шума в ушах она не избавляет.

Понижение слуха

Глухотой называется состояние, при котором пороговые уровни восприятия речи превышают 92 дБ (Davis & Silverman, 1978). При этих условиях нормальная аудиальная коммуникация практически невозможна. Что же касается *понижения слуха*, то этим термином обозначается поддающееся измерению снижение чувствительности аудиальной системы, не препятствующее аудиальной коммуникации. Известно, что клинически значимое понижение слуха, эквивалентное утрате приблизительно 25 или более дБ, имеют примерно 16 % взрослых (Davis, 1988; Steel, 1998). Ниже речь пойдет именно об этом — о понижении слуха.

Влияние старения: пресбиакузис. Понижение слуха, вызванное старением, называется **пресбиакузисом,** или **пресбиакузией** (от греческих слов *presbus* — «старый», и *akousis* — «слух»). В настоящее время старение признано наиболее распространенной причиной снижения функции среднего уха, и не исключено, что именно оно — прямо или косвенно — является основной и единственной причиной, вызывающей более 40 % всех случаев патологии слуха. По данным одного недавно опубликованного обзора, понижение слуха, оцениваемое более чем в 25 дБ, свойственно 46 % пожилых людей (средний возраст приблизительно 66 лет), и чем старше человек, тем хуже он слышит (Cruickshanks et al., 1998). То, что с возрастом слух систематически понижается, может быть следствием ряда причин: различные патологии среднего уха, потеря базилярной мембраной своей эластичности, ухудшение кровоснабжения аудиальных структур и постепенная дегенерации сенсоневральных элементов внутреннего уха и их утрата.

Связанное с возрастом понижение слуха избирательно и специфично: чувствительность к высокочастотным звукам постепенно снижается на протяжении всей жизни. Максимальная частота, воспринимаемая детьми и равная 23 000 Гц, с возрастом уменьшается. Согласно одной весьма неутешительной публикации, верхний предел частот, воспринимаемый лицами старше сорока лет, каждые полгода снижается примерно на 80 Гц (Békésy, 1957). Связанное со старением организма снижение чувствительности к высокочастотным звукам свидетельствует в пользу созданной Бекеши теории места: снижение сенсонейронной чувствительности, являющееся одной из причин пресбиакузиса, характерно прежде всего для рецепторов, расположенных у основания улитки, где в соответствии с теорией места обрабатывается информация о высокочастотных стимулах (Johnsson & Hawkins, 1972; Wiley et al., 1998).

Хотя пресбиакузис, возможно, и является прямым следствием неотвратимого возрастного снижения чувствительности нейронных и опорных структур, не исключено, что косвенно на этот процесс влияют и другие причины, такие, например, как инфекционные заболевания, периодическое воздействие очень громких звуков, а также имевшие место на протяжении всей жизни различные «акустические события».

Завершая рассмотрение вопроса о влиянии старения на слух, нельзя не отметить, что постепенное понижение слуха может отражаться как на социальных связях человека, так и на состоянии его психики. Клиническое и аудиометрическое обследования пожилых пациентов, страдающих психическими расстройствами,

показало, что среди тех, кому был поставлен диагноз клиническая *паранойя*, подавляющее большинство глухих людей или лиц со значительно пониженным слухом (Zimbardo, Anderson & Kabat, 1981). (*Паранойя* — общее название психических расстройств, характеризующихся маниакальной убежденностью в чем-либо, например манией величия, манией преследования или манией неприятия обществом.) Одна из причин, по которым наступление глухоты или значительное понижение слуха в пожилом возрасте могут благоприятствовать развитию паранойи, заключается в постепенности этих процессов, сопровождаемых снижением способности распознавать слова (Wiley et al., 1998). Поскольку понижение слуха — процесс постепенный, человек может даже не догадываться о том, что стал хуже слышать. Большинство лиц, страдающих пресбиакузисом, узнают о своей проблеме лишь тогда, когда члены семьи или друзья привлекают к ней их внимание. А это значит, что человек, не осознающий того, что стал хуже слышать, постоянно сталкивается с ситуациями, когда он не слышит, что говорят другие; хотя на самом деле люди разговаривают совершенно нормальными голосами, ему кажется, что они шепчутся, и он выражает им свое неудовольствие. Попытка окружающих объяснить, что никто не шептался, может быть воспринята пожилым, плохо слышащим человеком, как ложь: раз он ничего не слышал, значит, люди вокруг него шептались. Неправильный вывод приводит к обиде на людей и к враждебности по отношению к ним. С течением времени связи с окружающими ослабевают, и в какой-то момент человек остается один, без поддержки, необходимой для того, чтобы он мог избавиться от ложных представлений или пересмотреть их.

Кондуктивное и сенсоневральное понижение слуха. В зависимости от вызвавших его причин понижение слуха может быть либо *кондуктивным*, либо *сенсоневральным*. **Кондуктивное понижение слуха** — следствие снижения чувствительности структур аудиальной системы, проводящих звук, и в первую очередь — наружного слухового канала, барабанной перепонки или слуховых косточек. **Сенсоневральное понижение слуха** — результат дисфункции или травмы слухового нерва, структур, образующих кортиев орган, или других, непосредственно связанных с ними нейронных структур улитки. Как станет ясно из следующего подраздела, количественное понижение слуха, вызванное обеими этими причинами, можно измерить с помощью специального прибора — *аудиометра*, результаты обследования на котором используются для построения графиков, называемых *аудиограммами* и отражающими степень понижения слуха.

Аудиометр. Обычно **аудиометр** имеет некий генератор звука, с помощью которого могут быть получены чистые тона разных частот, и позволяет устанавливать интенсивность на уровнях, соответствующих порогу аудиального восприятия. Пороговое значение интенсивности, определенное в ходе обследования отдельно для каждой частоты, сравнивается с ранее установленными нормами или стандартами. Результатом обследования является график, называемый **аудиограммой** и показывающий любое отклонение от нормальной чувствительности, т. е. он содержит информацию о понижении слуха (в децибелах) для каждой из тестовых частот.

Типичная аудиограмма представлена на рис. 12.22. Кривая, описывающая нормальный слух (кривая *А*), близка к нулевому уровню понижения слуха практиче-

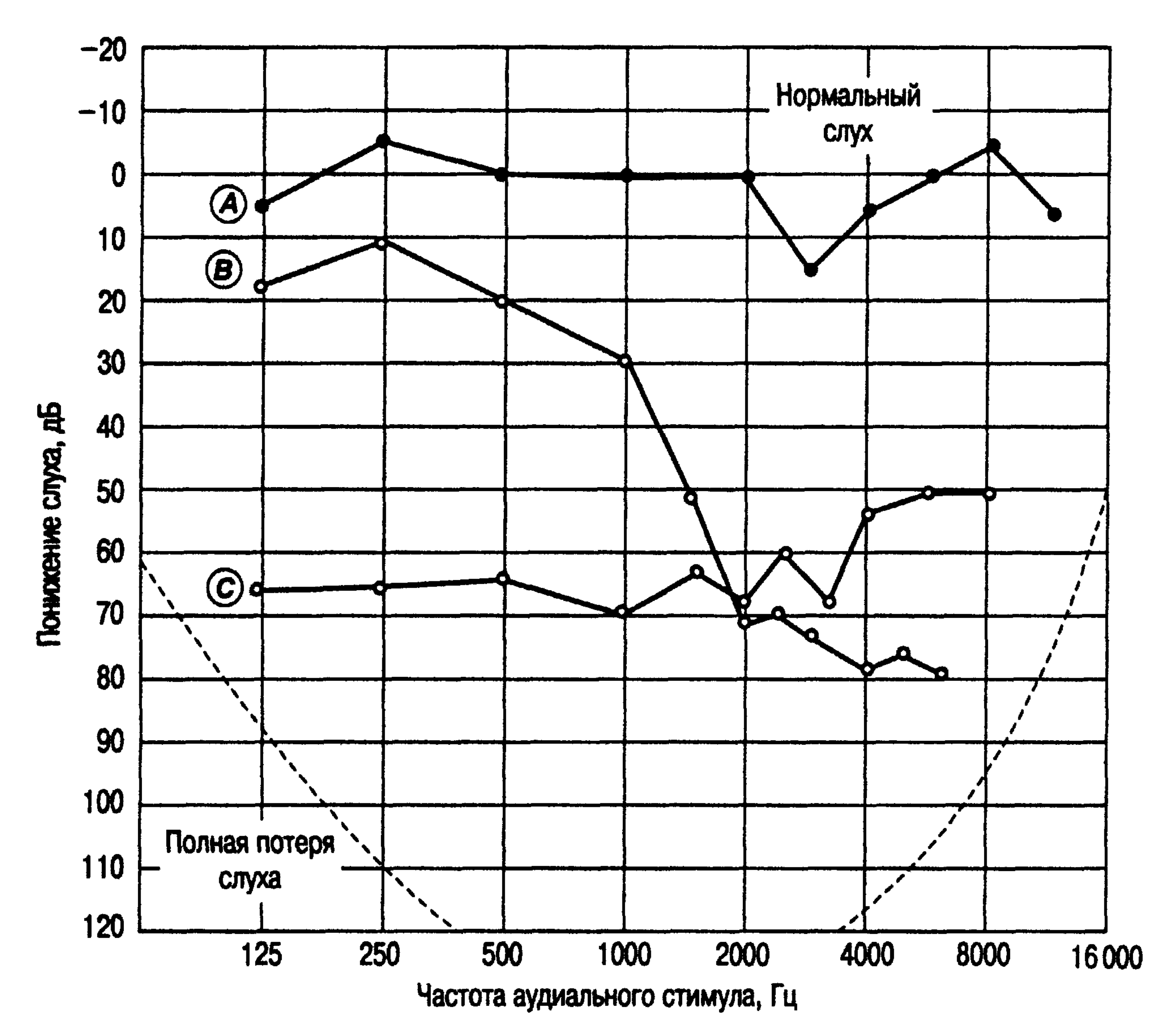


Рис. 12.22. Типичная аудиограмма

Нормой считается линейный отрезок кривой *А* (понижение слуха равно нулю), описывающий средние результаты обследования многих людей. Остальные участки этой кривой соответствуют нормальным отклонениям от этих средних значений. Пунктирная линия внизу соответствует полной потере слуха. *А* – типичное нормальное ухо. *В* – резкое понижение слуха, максимальное для звуков высоких частот, что характерно для сенсоневрального понижения слуха. *С* – постепенное понижение слуха, характеризующееся практически равным понижением чувствительности к разным частотам, что характерно для кондуктивного понижения слуха

ски для всех частот, что свидетельствует об отсутствии понижения слуха. Остальные кривые типичны для людей с пониженным слухом. Кривая *В* описывет *сенсоневральное понижение слуха*, при котором чувствительность к высоким частотам снижается гораздо быстрее чувствительности к низким частотам. Кривая *С* описывает весьма значительное *кондуктивное понижение слуха*, проявляющееся в примерно одинаковом уменьшении чувствительности ко всем частотам.

Метод Бекеши, или **метод слежения: тональные пробелы.** Аудиограмма, или аудиометрическая функция, иного вида, представленная на рис. 12.23, получена в результате использования другого метода измерения потери слуха, известного как **метод Бекеши**, или **метод слежения**.

Этот метод, представляющий собой вариант метода доведения стимулов, описанный в главе 2, основан на том, что испытуемый сам генерирует с помощью прибора тоны разных частот, интенсивности которых соответствуют пороговым уровням восприятия. Когда испытуемый слышит звук, он нажимает кнопку, а когда звук становится неслышным, — отпускает ее. При нажатии кнопки интенсивность звука уменьшается, а при отпускании — увеличивается.

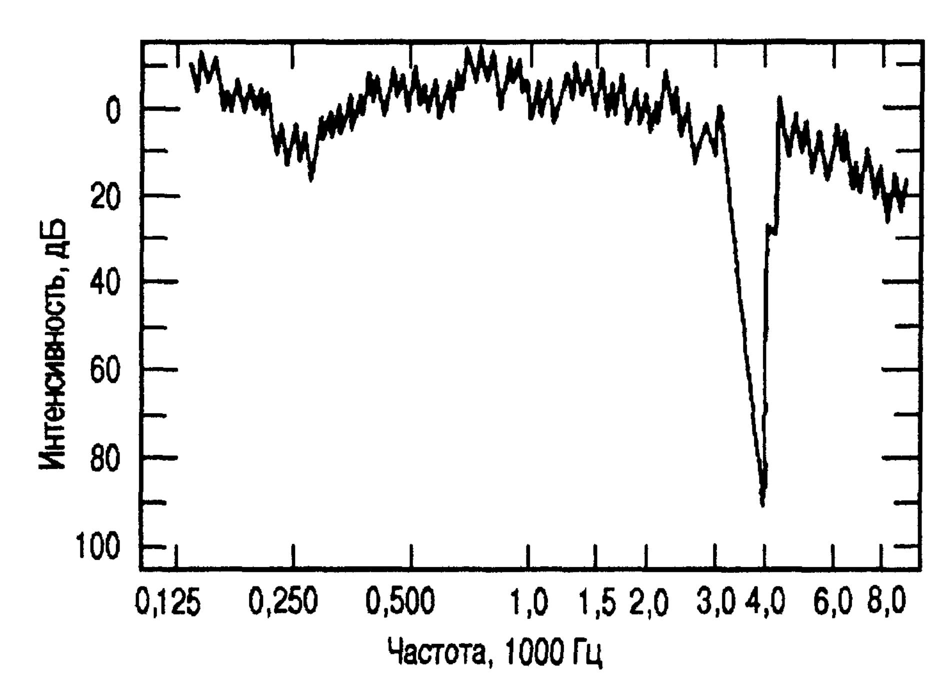


Рис. 12.23. Аудиометрическая функция, полученная по методу Бекеши, или методу слежения

Кривая отражает зависимость порога интенсивности от частоты. Тональный пробел – свидетельство того, что испытуемый не слышит звуки, частота которых равна приблизительно 4000 Гц

Процедура выполняется следующим образом. Сначала испытуемому предъявляется тон определенной частоты, интенсивность которого ниже порога восприятия, а затем интенсивность тона постепенно увеличивается до тех пор, пока он не станет слышимым. После этого испытуемый начинает нажимать кнопку, и интенсивность тона постепенно уменьшается до тех пор, пока он не перестает восприниматься. В этот момент испытуемый перестает нажимать на кнопку, и интенсивность тона постепенно начинает возрастать. Она возрастает до тех пор, пока звук не становится слышимым, после чего испытуемый вновь нажимает на кнопку. Иными словами, испытуемый то нажимает на кнопку, то отпускает ее, вследствие чего интенсивность тона незначительно отклоняется от порогового значения. Кроме того, частота тона автоматически изменяется, постепенно возрастая, а это значит, что результатом испытания становится аудиограмма испытуемого, на которой последовательно зафиксированы воспринимаемые им пороговые значения интенсивностей звуков разных частот. Аудиограмма записывается на диаграммной бумаге потенциометром, который соединен с аудиометром. По мере того как постепенно изменяется частота тона, перо потенциометра скользит вверх и вниз по диаграммной бумаге (около некой средней линии), изменяя направление движения каждый раз, когда испытуемый нажимает на кнопку или отпускает ее; зигзагообразный характер аудиограммы на рис. 12.23 объясняется именно этим. Метод Бекеши очень полезен в клинических условиях, ибо позволяет выявить то, о чем сам испытуемый, возможно, даже и не подозревает: существование узкого интервала частот, к которому он совершенно не чувствителен, так называемого **тонального пробела**.

Причины понижения слуха и глухоты

Болезнь, травма, лекарственные препараты. Понижение слуха и глухота могут быть следствием многих внешних причин и обстоятельств, включая хронические инфекционные (в первую очередь — вирусные) заболевания среднего и внутреннего уха, внутриутробное заражение вирусом краснухи, заболевания сосудов, акус-

тическую неврому (опухоль), акустическую травму, продолжительное воздействие громкого шума и лечение большими дозами таких антибиотиков, как стрептомицин, гентамицин, неомицин и канамицин. Паталогическое воздействие некоторых антибиотиков на аудиальную систему столь сильно, предсказуемо и так быстро проявляется, что именно они были использованы в качестве химических агентов при изучении последствий селективной деструкции волосковых клеток кортиева органа (Cazals et al., 1980; Prosen et al., 1981). Ирония судьбы заключается в том, что губительное воздействие некоторых антибиотиков на волосковые клетки впервые было обнаружено тогда, когда начали использовать стремптомицин для лечения туберкулеза (Rosenzweig & Leiman, 1982).

Помимо антибиотиков временной или необратимой потере слуха способствуют также и другие лекарственные препараты (например, аспирин в больших дозах, хинин, некоторые диуретики) и такие химические вещества, как оксид углерода, свинец, ртуть, а также табачный дым (McFadden & Plattsmier, 1983; Stypulowski, 1990; Zelman, 1973). При обследовании двух групп лиц среднего и пожилого возраста — курильщиков и некурящих — оказалось, что число людей с пониженным слухом среди первых в 1,7 раза больше, чем среди вторых (понижением слуха признавалось уменьшение нормального показателя более чем на 25 дБ) (Cruickshanks et al., 1998). Тенденция к понижению слуха заметнее проявляется и у тех некурящих людей, которые живут под одной крышей с активными курильщиками.

Наследственность. Врожденная глухота нередко бывает наследственной. Из каждой 1000 новорожденных 1 ребенок глухой, и установлено, что примерно половина всех случаев врожденной глухоты — результат проявления наследственности (Morell et al., 1998). Изучение проблемы на генетическом уровне выявило существование ряда генов, которые потенциально могут быть причиной врожденной глухоты, однако некоторые из этех генов пока еще не идентифицированы.

Завершая этот параграф, мы снова должны вернуться к тому, с чего начали: наиболее распространенная причина понижения слуха — *старение* (см. выше параграф, посвященный пресбиакузису). Не исключено, что в некоторых случаях понижение слуха, проявляющееся довольно поздно, уже в пожилом возрасте, может быть следствием некой специфической мутации генов (Morell et al., 1998; Steel, 1998).

Понижение слуха под воздействием избыточной звуковой стимуляции. Одним из результатов воздействия на человека аномально громких звуков или шума (т. е. нежелательных звуков), который заслуживает специального упоминания, является **понижение слуха вследствие избыточной звуковой стимуляции.** Воздействие избыточной и продолжительной звуковой стимуляции — «загрязняющего окружающую среду шума» (*noise pollution*) — способно вызвать значительное снижение слуха, которое может оказаться временным или необратимым Установлено, что от последствий такой стимуляции постоянно страдают более 16 миллионов американцев.

Для тех, чья работа связана с длительным пребыванием под воздействием громкого шума, понижение слуха — профессиональное заболевание. Результаты одного из первых исследований этой проблемы свидетельствуют о том, что абсолютный

слуховой порог рабочих, которые 5 дней в неделю по 8 часов ежедневно испытывали воздействие шума с интенсивностью, близкой к 100 дБ, на 35 дБ выше, чем слуховой порог испытуемых, не подвергавшихся подобному воздействию (Taylor et al., 1965). Следовательно, систематическая и чрезмерная акустическая стимуляция настолько существенно понизила их слух, что они способны услышать только звуки со значительно бо́льшими, чем нормальные, амплитудами. Прямое следствие подобной стимуляции — повреждение нейронных структур внутреннего уха. Более того (по крайней мере это, утверждение справедливо в отношении некоторых видов млекопитающих), подобные последствия может иметь и кратковременная избыточная акустическая стимуляция. Известно, например, что структурные изменения, наступающие в результате воздействия чрезмерного шума, обнаружены в улитке морской свинки — улитка морской свинки во многом идентична улитке человека — после однократной избыточной стимуляции. Так, по данным одной публикации, 30-секундное воздействие звука с интенсивностью 140 дБ вызвало серьезные повреждения наружных волосковых клеток и отрыв некоторых из них от базилярной мембраны (Lancet, 1975, p. 215). Аналогичные результаты получены и в опытах на шиншиллах: 4-минутное воздействие звука с интенсивностью 100 дБ привело к значительному снижению активности наружных волосковых клеток и базилярной мембраны улитки подопытного животного.

Некоторые формы проведения досуга, в частности посещение концертов рок-музыки, передаваемой через усилители, также могут вносить свою лепту в общее понижение слуха (Hanson & Fearn, 1975). Известно, что после этого у многих наступает временное, длящееся в течение нескольких часов, понижение слуха, иногда сопровождаемое шумом в ушах. Знакомые всем портативные плейеры тоже могут быть причиной понижения слуха, которое поддается количественной оценке. Чтобы положить конец злоупотреблениям производителей, Парламент Франции в 1966 г. принял закон, в соответствии с которым верхний предел интенсивности звуков, генерируемых подобными устройствами, не должен превышать 100 дБ. (Этот же закон обязывает производителей снабжать стереосистемы, предназначенные для индивидуального пользования, специальными наклейками, предупреждающими о том, что длительное прослушивание опасно для слуха.) Благоразумие и осторожность проявляют те, кто не пренебрегает следующим житейским правилом: если звуки, исходящие из наушников, слышит не только надевший их человек, но и окружающие, не исключено, что плейер включен на слишком большую громкость.

Установлено также, что источником избыточной, потенциально опасной аудиальной стимуляции являются и некоторые спортивные мероприятия (Weiss & Brandspiegel, 1990). Авторы измерили уровень шума, возникающего на 6 закрытых спортивных аренах во время типичных баскетбольных матчей с участием как профессиональных спортсменов, так и любителей. Разумеется, мы и без всяких цифр не сомневаемся в том, что баскетбольные матчи — шумные события. Крики и подбадривающие игроков возгласы болельщиков, топание ногами, аплодисменты и тому подобные звуки, в которые время от времени врывается громкая музыка, создают постоянный и интенсивный шумовой фон. Однако Вейсс и Брандшпигель установили, что зрители, присутствующие на подобных спортивных мероприя-

тиях, не просто подвергаются воздействию внешнего шума, но что, за небольшим исключением, шум, нередко возникающий во время типичной игры, значительно превосходит по интенсивности уровень, безопасный для человеческого слуха.

Постоянное воздействие шума, интенсивность которого недостаточна высока для того, чтобы вызвать понижение слуха, тоже может оказывать вредное влияние как на физиологию человека, так и на его психику. В работе (Evans et al., 1998) представлены сравнительные данные, полученные в результате изучения стрессового состояния группы детей до и после открытия международного аэропорта, вблизи которого они жили. Основываясь на результатах измерения артериального давления и оценке содержания гормона стресса, авторы пришли к выводу, что постоянное воздействие шума, создаваемого двигателями самолетов, привело к значительному ухудшению психофизиологического состояния детей.

Логика изложения подсказывает, что наступила очередь предостережений. Мы живем в окружении источников разнообразных звуков, и потенциальная угроза понижения слуха вследствие воздействия шума повышенной интенсивности существует всегда. Но когда это понижение начинается, оно прогрессирует настолько медленно, что его можно просто не заметить. К тому же человек, чей слух понизился в результате воздействия слишком громких звуков, способен воспринимать только достаточно интенсивные звуки, а это только ухудшает состояние его аудиальной системы. Хотя мы не можем ни исключить из своей жизни многие ситуации, связанные с повышенным шумом, ни даже избежать их, следует отдавать себе отчет в том, что они потенциально опасны, и быть бдительными.

Сравнительная анатомия аудиальных структур

Теперь мы уже знаем, что человеческое ухо — исключительно сложный и эффективный орган. Однако многие из основных процессов, протекающих в нем, и лежащие в основе этих процессов механизмы присущи также и органам слуха многих низших видов позвоночных. А это значит, что изучение слуха и аудиальных структур этих видов может помочь нам понять функции органов слуха человека.

Строение аудиальных структур черепахи, птицы и млекопитающего схематически представлено на рис. 12.24.

Различные кольцеобразные структуры — это *вестибулярные органы*, воспринимающие гравитацию и поддерживающие равновесие (они будут подробно описаны в главе 15). Здесь же уместно отметить, что базилярная мембрана (и улитка) у млекопитающих длиннее, чем у их эволюционных предшественников. Самые короткие базилярные мембраны у земноводных и рептилий, у птиц они несколько длиннее, а самые длинные базилярные мембраны у млекопитающих (Manley, 1971).

Очевидно, что определенные аспекты аудиального восприятия непосредственно связаны с длиной базилярной мембраны. Именно от нее зависит интервал частот, воспринимаемых животным. Чем длиннее базилярная мембрана животного, тем выше частота улавливаемых им звуков. Мастертон и Даймонд так объясняют эти филогенетические различия: «Поскольку звуки различной частоты стимулируют различные участки базилярной мембраны, можно не сомневаться в том, что увеличение длины этого органа-рецептора — результат той жизненно

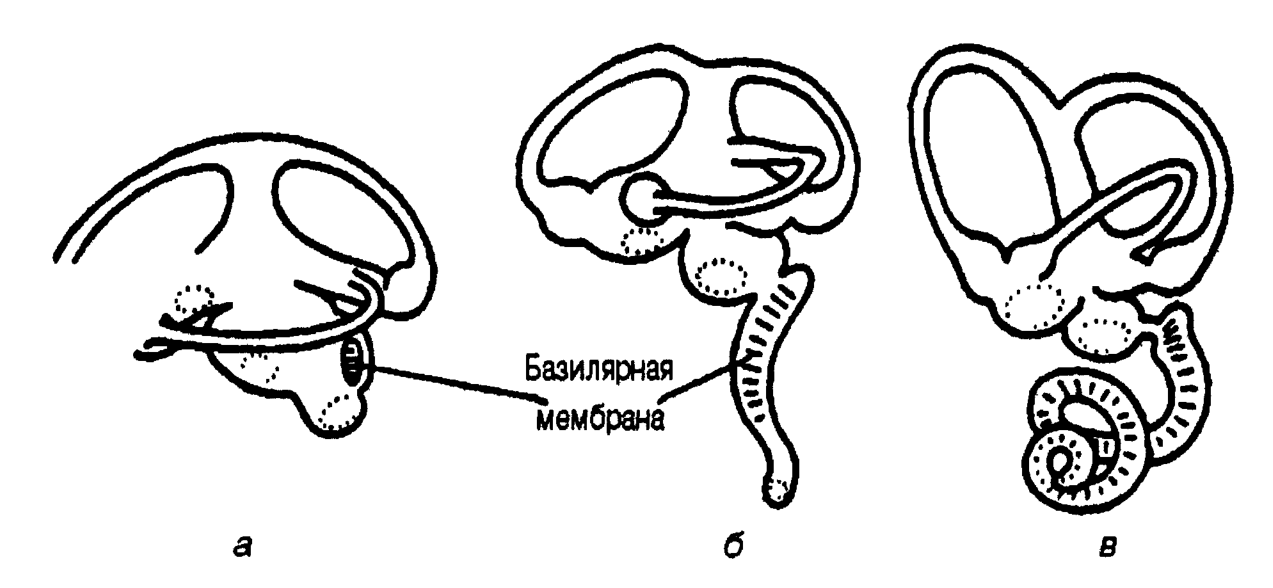


Рис. 12.24. Органы слуха черепахи (*а*), птицы (*б*) и млекопитающего (*в*)

Базилярная мембрана млекопитающего значительно превосходит по длине базилярную мембрану птицы, которая, в свою очередь, длиннее базилярной мембраны черепахи. Параллельными штрихами на базилярных мембранах обозначены окончания нервных слуховых волокон. Верхние кольцеобразные структуры и обозначенные точками эллипсы – вестибулярные органы, воспринимающие гравитацию и изменения положения тела в пространстве, а также поддерживающие равновесие. (*Источники*: G. von Bekesy. Frequency in the cochlea of various animals. В кн.: E. G. Wever (Trans. and Ed.). *Experiments in hearing*. New York: McGraw-Hill, 1960; G. von Bekesy & W. A. Rosenblith. The mechanical properties of the ear. В кн.: S. S. Stevens (Ed.). *Handbook of experimental psychology*. New York: John Wiley, 1951, p. 1102)

важной потребности в точном распознавании звуком широкого интервала частот, которую испытывали эволюционные предшественники млекопитающих» (Masterton & Diamond, 1973, p. 411).

Интервал воспринимаемых аудиальной системой частот определяется не только структурами внутреннего уха. Установлено, что способность к восприятию звуков, частота которых превышает 32 000 Гц, присущая исключительно млекопитающим, — это следствие эволюции слуховых косточек среднего уха (Masterton, Heffner & Ravizza, 1968).

В данном контексте определенный интерес представляет связь между габаритами животного и интервалом воспринимаемых им частот. По мнению Бекеши, минимальная частота, которую способно распознать животное, в известной мере определяется его *физическим размером* (Békésy, 1960). Он предположил, что по мере увеличения габаритов животных предел восприятия ими низких частот снижается. Это предположение основано на том, что высокочастотные звуки лучше поглощаются средой, нежели низкочастотные звуки, а следовательно, и время звучания высокочастотных звуков меньше, как и расстояния, которые они способны преодолеть. При увеличении размера уха низкочастотные звуки, передающиеся вдоль его основных поверхностей, поглощаются в меньшей степени, чем высокочастотные. А это значит, что сравнительно длинные слуховые каналы безусловно благоприятствуют восприятию низкочастотных звуков, которые и звучат дольше, и способны преодолевать бóльшие расстояния.

Более того, Бекеши и Розенблит считают, что благодаря предпочтительному восприятию низкочастотных звуков крупные животные получают определенные экологические преимущества: «Без сомнения, в этом проявляется мудрость природы, поскольку для крупных животных возможность слышать звуки, возника-

ющие на значительном удалении от них, исключительно важна. Если звук распространяется по земле, низкочастотные звуки поглощаются в гораздо меньшей степени, чем высокочастотные. В этом и состоит польза предпочтения, отдаваемого низким частотам» (Békésy & Rosenblith, 1951, p.1104).

В ходе эволюционного развития млекопитающие с незначительным *интерауральным расстоянием* (функциональным расстоянием между ушами) приобрели бо́льшую способность к восприятию высокочастотных звуков, чем млекопитающие с более широко расставленными ушами, и было высказано предположение, что выживание первых в большей мере зависело именно от этой способности, нежели выживание вторых. Способность слышать высокочастотные звуки (т. е. коротковолновые звуки, см. рис. 12.4) обратно пропорциональна расстоянию между ушами. Как правило, частоты, воспринимаемые мелкими животными, выше тех частот, которые воспринимают крупные животные. Поскольку высокочастотные звуки являются одновременно и более коротковолновыми, их восприятие особенно важно для локализации звука мелкими животными (в главе 14 мы расскажем об этом более подробно). Верхний предел частоты звуков, воспринимаемых млекопитающими с крупными головами и широко расставленными ушами, ниже, чем у млекопитающих с небольшими головами и незначительным интерауральным расстоянием. Так, в то время как среднее значение предела восприятия высоких частот млекопитающими равно 55 кГц, верхний предел для таких крупных животных, как слон, относительно невелик и составляет 10 кГц (Heffner & Heffner, 1980).

Таблица 12.2

Предельные значения высоких и низких частот, воспринимаемых млекопитающими, принадлежащими к разным видам, Гц

	Предельное значение низкой частоты	Предельное значение высокой частоты
Слон	17	10 000
Человек	20	20 000
Корова	23	35 000
Лошадь	55	33 500
Собака	60	45 000
Обезьяна	110	45 000
Крыса	650	60 000
Мышь	1000	90 000
Летучая мышь	3000	120 000

Источник Heffner & Heffner (1983a, 1983b)

Заслуживает упоминания и еще одно наблюдение, касающееся интервала частот, воспринимаемых млекопитающими. Проанализировав информацию об интервале частот, воспринимаемых млекопитающими, принадлежащими к разным видам, Геффнер и Геффнер обнаружили определенную общую для всех видов тенденцию, которая проявляется в том, что между восприятием высоких и низких частот существует некий компромисс: при возрастании чувствительности к низким

частотам чувствительность к высоким частотам снижается (Heffner & Heffner, 1983a, 1983b). Иными словами, млекопитающие, которые сравнительно хорошо слышат высокочастотные звуки, относительно плохо слышат низкочастотные звуки, и наоборот. Некоторые усредненные данные, характеризующие эту тенденцию, представлены в табл. 12.2.

Выводы

В этой главе мы рассматривали аудиальную систему и некоторые основополагающие феномены слуха. Мы начали с описания физических свойств аудиальных стимулов — звуков — и соответствующих этим свойствам психологических параметров. Звуковые волны характеризуются частотой, равной числу изменений звукового давления в секунду и измеряемой в герцах, амплитудой, или интенсивностью, измеряемой в децибелах, и сложностью. Психологическим параметром, соответствующим частоте звука, является его воспринимаемая высота; амплитуда, или интенсивность, определяет громкость звука, а сложность — его тембр. Обсуждая такое свойство звуковых волн, как сложность, мы рассказали о том, что такое гармоники, фундаментальная частота и акустический закон Ома. Кроме того, мы также рассказали и о том, как аудиальная система анализирует аудиальный стимул по методу Фурье, т. е. выполняет анализ Фурье. Мы описали фазу звуковой волны, т. е. ту часть звуковой волны от пика, или компрессии, до подошвы, или разрежения, которая достигает данной точки в определенное время. Обсуждая понятие фазы, мы рассказали о возможности шумоподавления, основанного на генерировании звуковой волны, аналогичной той, которую нужно подавить, но расходящейся с ней по фазе на 180°. Завершая раздел, посвященный аудиальным стимулам, мы рассказали о резонансе — возрастании амплитуды колебаний объектов под воздействием источников звуков, частота которых соответствует естественной, или резонансной, частоте самих объектов.

Второй раздел данной главы посвящен анатомии органа слуха и механизмам звуковосприятия. Мы описали три основные структуры, образующие орган слуха, — наружное ухо, среднее ухо и внутреннее ухо — и физиологические явления и механизмы функционирования аудиальной системы, лежащие в основе восприятия звука, сосредоточив внимание преимущественно на процессах, происходящих в среднем и внутреннем ухе.

Основное назначение среднего уха — выравнивание импедансов, разность между которыми возникает в результате того, что сопротивление прохождению звуковой волны воздушной среды наружного уха отличается от сопротивления жидкой среды среднего уха. Мы также отметили, что среднее ухо выполняет и защитные функции, при этом основное внимание было уделено акустическому рефлексу — рефлекторному сжатию двух миниатюрных мышц среднего уха, снижающему проникновение в него чрезмерно громких звуков. Одновременно мы рассказали и о том, как евстахиева труба выравнивает давление по обе стороны барабанной перепонки — в среднем и внутреннем ухе. Мы также рассказали и о том, что благодаря костной передаче звука аудиальный стимул может достичь внутреннего уха, минуя как наружное, так и среднее ухо. Костная передача звука основана на том,

что под воздействием звука начинают вибрировать кости черепа, которые и стимулируют рецепторы внутреннего уха.

Описывая основные анатомические структуры внутреннего уха и их функции, мы уделили основное внимание кортиеву органу, располагающемуся на базилярной мембране по всей ее длине. В нем находятся колонки внутренних и наружных волосковых клеток, которые преобразуют механическую энергию звукового колебания в нейронную активность.

Рассказывая о слуховом нерве, мы особо подчеркнули его организационную и пространственную связь со смещением базилярной мембраны. Мы также обратили внимание читателей на упорядоченную пространственную организацию нейронных элементов базилярной мембраны, обрабатывающих информацию об определенных частотах. От этих нейронных элементов отходят отдельные волокна, образующие слуховой нерв и связанные с аудиальной корой головного мозга, причем прстранственная организация этих нейронных структур в коре головного мозга полностью соответствует их мембранной организации, т. е. реализуется так называемая тонотопическая организация. Многие волокна слухового нерва избирательно реагируют на определенные частоты, что подтверждает представление о тонотопическом характере связи слухового нерва и слуховой коры.

Говоря о том, как внутреннее ухо преобразует механическую энергию в нейронную активность, мы подробно изложили две основные теории звуковосприятия (которые правильнее было бы назвать механизмами). теорию Бекеши, или теорию места, и временну́ю теорию, а также рассказали о принципе пучка. В основе теории места лежит представление о системном распределении стимульных частот на базилярной мембране; согласно теории места, нейронные структуры, расположенные вблизи основания мембраны (вблизи стремени), обладают наибольшей чувствительностью по отношению к высокочастотным стимулам, а нейроны, расположенные вблизи верхушки мембраны (вблизи геликотремы) наиболее чувствительны к низкочастотной стимуляции. В соответствии с этими представлениями различные частоты стимулируют различные участки базилярной мембраны и восприятие высоты звука определяется именно этим. Мы привели немало свидетельств в пользу теории места, включая и данные о характере перемещения бегущей волны в улитке, и данные, свидетельствующие о связи между смещением мембраны, которое строго дифференцировано, и воспринимаемой высотой звука.

Основой временно́й теории является представление том, что базилярная мембрана, а также слуховой нерв и его нейронные структуры вибрируют как единое целое, воспроизводя частоту изменений давления, характерную для данной звуковой волны. Вследствие этого воспринимаемая нами высота звука коррелирует непосредственно с частотой нервных импульсов, передаваемых слуховым нервом, которая, в свою очередь, коррелирует с частотой звуковых волн, достигающих барабанной перепонки.

Мы пришли к выводу о том, что в восприятии аудиальных стимулов участвуют оба механизма. В восприятии низкочастотных звуков основную роль может играть механизм, лежащий в основе временно́й теории, в то время как восприятие высокочастотных звуков может определяться преимущественно механизмом, на котором базируется теория места.

Предпоследний раздел главы посвящен основным патологиям слуха — глухоте и понижению слуха. Мы рассказали о таких распространенных патологиях аудиальной системы, как шум в ушах, пресбиакузис, кондуктивное и сенсонейронное понижение слуха и понижение слуха, вызванное воздействием шума. Мы также проанализировали основные возможные причины понижения слуха и рассказали о способах его измерения, без излишних подробностей описав аудиометр и метод Бекеши, или метод слежения. Мы отметили, что при оценке понижения слуха по методу Бекеши появляется возможность выявить тональные пробелы — узкие интервалы частот, совершенно не воспринимаемые человеком, хотя сам человек может даже не подозревать об этом.

Завершая главу, мы, не вдаваясь в детали, сравнили анатомические особенности органов слуха некоторых биологических видов и отметили, что в процессе филогенетического развития длина базилярной мембраны увеличилась. Мы рассказали также и о некоторых общих статистических закономерностях. Что касается млекопитающих, то их способность воспринимать высокочастотные звуки обратно пропорциональна расстоянию между ушами. Чем меньше это расстояние, тем выше воспринимаемые животными частоты. Можно сказать, что млекопитающим «приходится выбирать»: за возможность слышать высокочастотные звуки они «расплачиваются» невысокой чувствительностью по отношению к звукам низкой частоты, и наоборот.

Ключевые слова

Абсолютная высота тона (высота звука)
Акустический закон Ома
Акустический рефлекс
Амплитуда
Анализ Фурье
Аудиограмма
Аудиометр
Базилярная мембрана
Барабанная перепонка
Барабанный канал
Бегущая волна
Вестибулярный канал
Внутренние волосковые клетки
Волокна, настроенные на определенную частоту
Временнáя (частотная, или телефонная) теория
Гармоники (обертоны)
Герц (Гц)
Громкость
Децибел (дБ)
Длина волны
Евстахиева труба
Звуковая волна
Кондуктивное понижение слуха
Кортиев орган
Костная передача звука
Кривые частотной настройки
Круглое окно
Мембрана Рейсснера
Метод Бекеши, или метод слежения
Молоточек
Наилучшая (характеристическая) частота
Наковальня
Наружные волосковые клетки
Наружный слуховой канал
Овальное окно
Огибающая бегущей волны
Понижение слуха вследствие избыточной звуковой стимуляции
Пресбиакузис (пресбиакузия)
Принцип пучка
Разность импедансов

Резонанс
Сенсоневральное понижение слуха
Синтез Фурье
Сложность (звука)
Слуховые косточки
Стремя
Текториальная мембрана
Тембр
Теория места
Тональный пробел
Тонотопическая организация
Улитка
Улитковый (кохлеарный) канал
Ушная раковина
Фаза
Фазовое, или временное, запирание
Фундаментальная частота
Частота
Шум в ушах
Шумоподавление

Вопросы для проверки усвоения материала

1. Перечислите физические и психологические параметры звука Расскажите о частоте звуковой волны, ее амплитуде, или интенсивности, и сложности и о том, как они связаны с такими субъективными аудиальными ощущениями, как высота, громкость и тембр звука.
2. Что такое децибел? Как связаны между собой увеличение звукового давления волны и увеличение ее интенсивности, выраженной в децибелах? В чем преимущество децибельной шкалы?
3. Как связаны между собой сложность звука и его тембр? Отвечая на этот вопрос, расскажите о фундаментальной частоте, гармониках, анализе Фурье и акустическом законе Ома
4. Что такое фаза звуковой волны? Дайте ее определение. Расскажите о том, как с помощью звуковой волны, идентичной звуковой волне нежелательного шума, но обратной ей по фазе, можно подавить этот нежелательный шум.
5. Что такое резонанс? При каких условиях увеличивается амплитуда колебаний объекта, на который воздействует источник звука?
6. Опишите основные анатомические компоненты наружного, среднего и внутреннего уха и путь, который проходит звук от источника звука до нейротрансмиттеров внутреннего уха.
7. Какие функции выполняет среднее ухо? Расскажите о разности импедансов, об акустическом рефлексе и о роли евстахиевой трубы.
8. Что такое костная передача звука? Как благодаря костной передаче звук достигает внутреннего уха, минуя наружное и среднее ухо?
9. Расскажите об основных компонентах внутреннего уха и о том, как они участвуют в звуковосприятии. Отвечая на этот вопрос, обратите основное внимание на кортиев орган, на базилярную мембрану и расположенные на ней внутренние и наружные волосковые клетки.
10. В чем проявляется избирательность реакции нервных волокон, образующих слуховой нерв, на различные частоты? Известно, что нервные волокна могут быть селективно и точно настроены на восприятие определенных частот. Как исходя из этого явления можно объяснить восприятие высоты

звука? Отвечая на этот вопрос, не забудьте рассказать о кривых частотной настройки.

11. Сравните две теории восприятия высоты звука теорию места и временную теорию. Чем одна теория отличается от другой и как они дополняют друг друга? Каков статус теорий восприятия высоты звука? Какие факты свидетельствуют в пользу каждой из этих теорий? Отвечая на этот вопрос, расскажите о принципе пучка и о том изменении, которое он внес во временную теорию.
12. Что такое бегущая волна? Почему ее образование на базилярной мембране подтверждает механизм восприятия высоты звука, лежащей в основе теории места?
13. Расскажите о том, как теория места и временна́я теория трактуют обработку информации об интенсивности звука и связь интенсивности звука с воспринимаемой громкостью.
14. Расскажите об основных патологиях аудиальной системы. Чем нарушения слуха, вызванные заболеваниями, отличаются от нарушений, причинами которых являются избыточная аудиальная стимуляция и старение организма? Какая разница между кондуктивным и сенсоневральным понижением слуха?
15. Что такое аудиометр? Почему метод Бекеши, или метод слежения, можно считать методом определения абсолютного порога? Каким образом с его помощью выявляются тональные пробелы?
16. Расскажите о том, как воспринимаемые некоторыми биологическими видами интервалы частот связаны с анатомическими особенностями их органов слуха. Почему одни анатомические особенности благоприятствуют восприятию высоких частот, а другие — низких?

ГЛАВА 13

Фундаментальные функции слуха и связанные с ними явления

В предыдущей главе мы познакомили читателей с физическими свойствами аудиальных стимулов и с физиологическими механизмами, лежащими в основе звуковосприятия. Эта глава посвящена преимущественно сенсорным, или психологическим, эффектам простых звуков, и в первую очередь — связи перцептивных, или сенсорных, параметров слуха с определяющими их свойствами аудиальной стимуляции. Выше уже отмечались основные физические свойства простого звука: интенсивность (или амплитуда давления) и частота, от которых зависит наше восприятие громкости и высоты звука соответственно. В данной главе мы рассмотрим некоторые количественные соотношения, связывающие эти параметры между собой, и начнем с описания чувствительности аудиальной системы к интенсивности звука.

Интенсивность

Аудиальная система позвоночных чрезвычайно чувствительна. Для измерения слухового порога человека определялись минимальные интенсивности стимулов, способные вызвать ответную реакцию, или слуховое ощущение. Для звуков, частота которых приблизительно равна 3000 Гц, слуховой порог человека близок к интенсивностям, соответствующим интенсивности звуков, возникающих при неупорядоченном движении молекул веществ, образующих воздух! Эта необычайная чувствительность наряду со способностью аудиальной системы воспринимать и в миллионы раз более интенсивные звуки свидетельствуют о том что с точки зрения интервала стимулирующих его интенсивностей, физиологический механизм уха — интереснейший феномен.

Точные определения пороговых интенсивностей проводят в специально приспособленных для этого помещениях, в которых полностью отсутствуют отражающие звук объекты. Одно из них, известное под названием *заглушенная камера* (камера без эха), представляет собой комнату, в которой все стены, потолок и пол покрыты материалом, обладающим высокой звукопоглощающей способностью, что полностью исключает отражение звука, а следовательно, и возникновение помех. На рис. 13.1 представлены пороговые значения (в децибелах) для диапазона

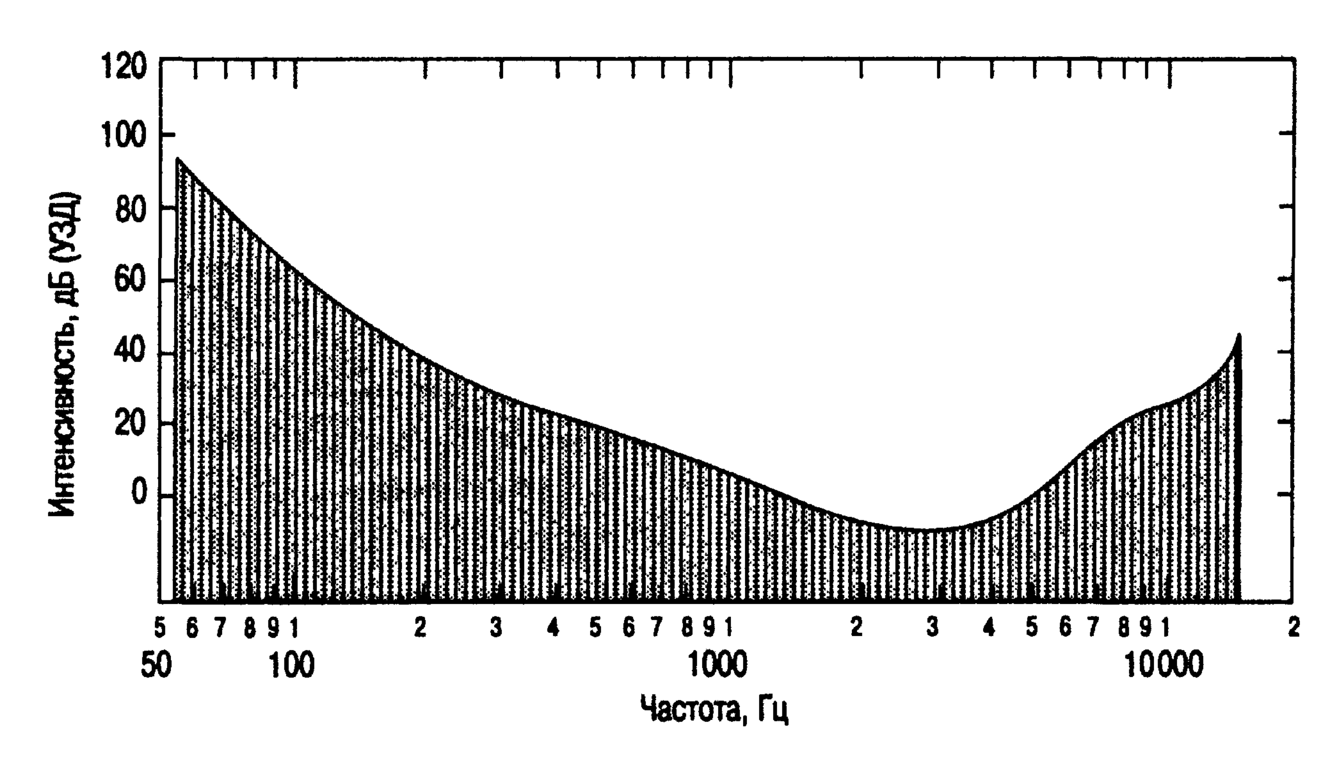


Рис. 13.1. Слуховой порог как функция частоты

Испытуемый сидел лицом к источнику звука и воспринимал звук обоими ушами. Обратите внимание на то, что звуки, интенсивность (дБ) и частота (Гц) которых находятся в заштрихованной области ниже кривой, лежат ниже слухового порога, а потому не слышны. (*Источник*: Sivian & White, 1933)

индивидуальных частот, воспринимаемые человеком и определенные в отсутствие отражения звука.

Из рисунка следует, что чувствительность аудиальной системы человека зависит от частоты звука, а именно: каждой частоте соответствует свой собственный слуховой порог. Чувствительность максимальна, а слуховой порог минимален для частот, равных приблизительно 3000 Гц. Это значит, что при одной и той же интенсивности звук с частотой 3000 Гц воспринимается как более громкий, чем звуки с другими частотами. Частота, равная приблизительно 3000 Гц, соответствует естественной резонансной частоте наружного ушного канала, описанного в предыдущей главе, чем и объясняется «предпочтение», оказываемое ей аудиальной системой. С точки зрения функциональности польза, которую извлекают люди из повышенной чувствительности именно к этим частотам, возможно, заключается в том, что крик с частотой 3000 Гц звучит особенно пронзительно и тревожно. Вероятно, стоит согласиться с авторами этих строк: «наш слуховой канал — словно он только и ждет критических ситуаций — открыт для любого пронзительного вопля» (Milne & Milne, 1967, p. 43).

Различение интенсивности

Важный аспект восприятия интенсивности — величина, на которую нужно изменить (увеличить или уменьшить) интенсивность аудиального стимула, чтобы испытуемый смог уловить разницу между двумя стимулами. Эта величина называется *дифференциальным порогом, или порогом различения*, и обычно обозначается как *DI* (см. главу 2). Дифференциальный порог зависит от ряда факторов, в том числе от таких свойств акустического стимула, как продолжительность, интенсивность и природа (т. е. от того, звук простой или сложный). Минимальное изменение интенсивности, или амплитуды, звука (т. е. *DI*), в результате которого два звука воспринимаются как разные, обычно равно 1–2 дБ (не исключено, что для

высокочастотных звуков эта величина несколько меньше. См. Gulick et al., 1989; Scharf & Buus, 1986). Как будет показано ниже, различение интенсивности полезно при локализации звуков.

Громкость

Вспомните, что громкость — один из психологических параметров аудиального восприятия и характеризует тот аспект слухового ощущения, который определяется физической интенсивностью звука, или амплитудой звукового давления. Однако связь между громкостью звука и его интенсивностью достаточно сложна, к тому же громкость звука определяется не только его интенсивностью.

Результаты, полученные методом Стивенса (методом определения величины, см. главу 2), свидетельствуют о том, что между громкостью и физической интенсивностью нет прямой зависимости: увеличение интенсивности вызывает меньшее, а не пропорциональное увеличение громкости. Иными словами, громкость растет медленнее, чем интенсивность. Чтобы привести в соответствие друг с другом эти два параметра, в качестве численной меры субъективной громкости была введена единица *сон* (от латинского слова *sonus* — звук. — *Примеч. пер.*).

Субъективная шкала громкости. Единица шкалы громкости звука, выражающая непосредственную субъективную оценку сравнительной громкости чистого тона, сон, была предложена Стивенсом и Дэвисом (Stevens & Davis, 1938). Один сон — это громкость тона с частотой 1000 Гц, уровень интенсивности которого равен 40 дБ УЗД. И сам сон, и связанные с ним параметры, характеризующие частоту звука и его интенсивность, были приняты в качестве стандарта громкости. Графически связь между громкостью, выраженной в сонах, и интенсивностью в децибелах представлена на рис. 13.2.

Внимательно рассмотрев рисунок, обратите внимание на то, что при увеличении интенсивности, отложенной на абсциссе в децибелах, на 10 дБ, громкость, отложенная на ординате в сонах, удваивается. Например, тон, интенсивность которого равна 70 дБ, а уровень громкости — приблизительно 8 сонам, в два раза громче тона, интенсивность которого равна 60 дБ, а громкость — приблизительно 4 сонам.

В данном контексте заслуживает внимания и вторая особенность функции, графически представленной на рис. 13.2: добавление 10 дБ приводит к почти трехкратному увеличению интенсивности тона. Применительно к изменению громкости это означает, что двукратное увеличение громкости достигается трехкратным (или на 10 дБ) увеличением интенсивности. Следовательно, исходя из графика рис. 13.2 тон, соответствующий 50 дБ УЗД и имеющий громкость, равную приблизительно 2 сонам, в два раза громче (и в три раза интенсивнее) тона, соответствующего 40 дБ и имеющего громкость, равную 1 сону. Практические последствия этого явления таковы: при увеличении интенсивности тона от 40 до 50 дБ происходит значительное увеличение его громкости. Короче говоря, добавление к тону 10 дБ утраивает его интенсивность и удваивает его громкость.

Громкость и частота

Зная только децибельный уровень звука, невозможно полностью охарактеризовать его громкость. Как уже отмечалось выше (рис. 13.2), громкость звука зависит не только от физической интенсивности, или амплитуды звукового давления, но и от

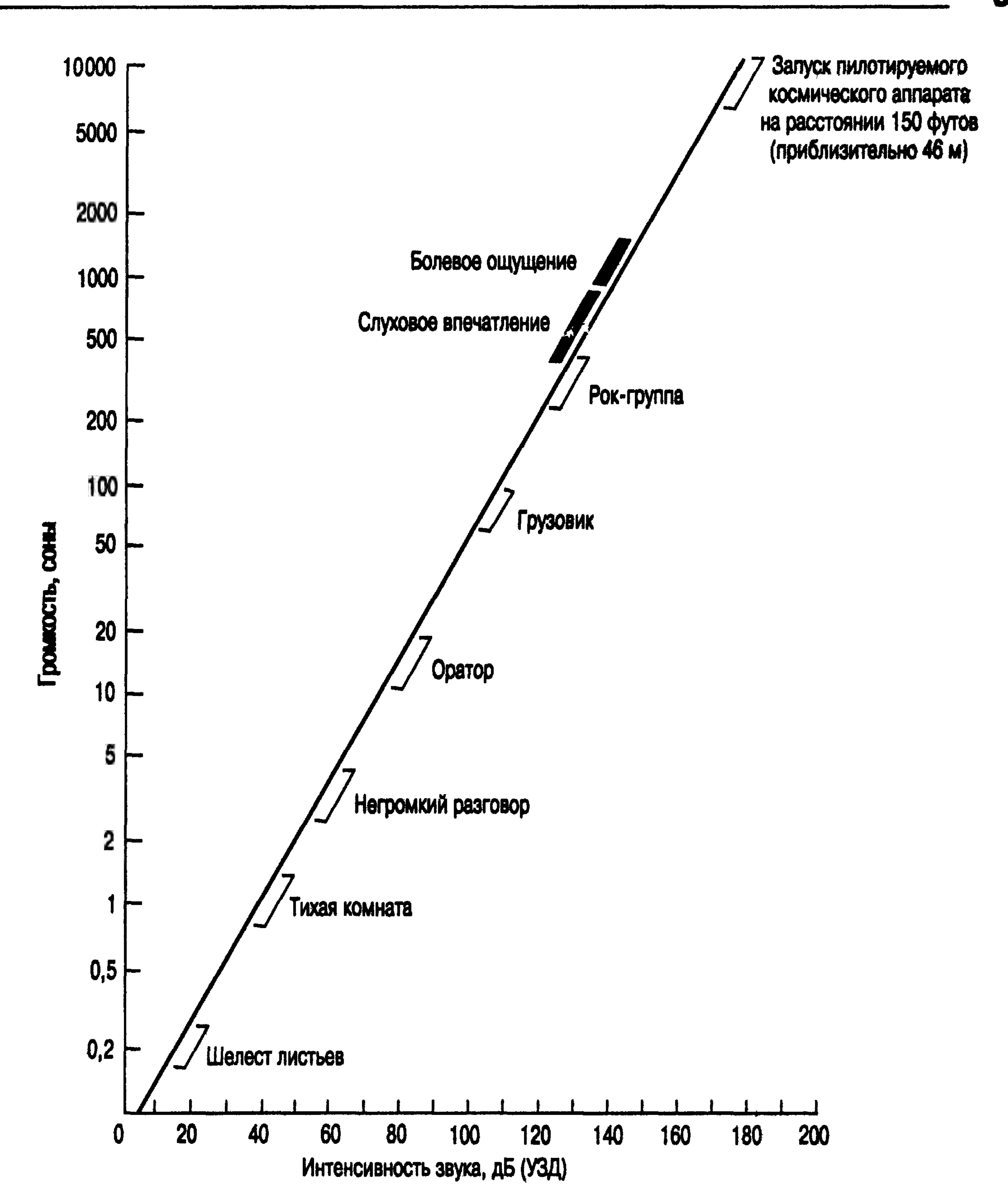


Рис 13.2. Зависимость между интенсивностью (дБ) и громкостью (соны)

Обратите внимание на то, что увеличению интенсивности на 10 дБ соответствует двукратное увеличение громкости (в сонах), т. е. связь между этими двумя параметрами описывается логарифмической функцией. (*Источник*:Lindsay & Norman, 1977, p. 161)

частоты звука. Зависимость громкости от частоты становится очевидной, если попытаться подобрать интенсивности двух тонов с разными частотами таким образом, чтобы они воспринимались как одинаково громкие. Если, выполнив эту задачу, сравнить интенсивности звуков, то окажется, что между ними существует значительная разница.

Контуры равной громкости. Используя методы психофизики, можно определить, при каких интенсивностях тоны с разными частотами будут восприниматься как *одинаково громкие*. Например, испытуемому предъявляют два тона, отличающихся друг от друга и по частоте, и по интенсивности. Частота и интенсивность одного тона, называемого *стандартным тоном*, постоянны, а второй тон, называе-

мый *тоном сравнения*, предъявляется с разными частотами и интенсивностями. Задача испытуемого — попеременно внимательно слушать стандартный тон и тон сравнения и подбирать интенсивность тона сравнения таким образом, чтобы его громкость соответствовала громкости стандартного тона. Иными словами, испытуемый изменяет уровень интенсивности тона сравнения до тех пор, пока этот тон не сравняется по громкости со стандартным. После того как подобная процедура будет выполнена для многих тонов сравнения, полученные результаты могут быть представлены графически в виде кривых, описывающих интенсивности, при которых громкость тонов разной частоты соответствует громкости стандартного тона. Эти кривые называются **контурами равной громкости** (а также *изофоническими контурами*, или — по имени авторов, которые первыми ввели их в научный оборот, *кривыми Флетчера—Мансона*). Все контуры равной громкости, представленные на рис. 13.3, получены для стандартных тонов разной громкости именно так, как описано выше.

На рис. 13.3 уровень громкости выражен в **фонах** (от греческого *phone* — звук, голос. — *Примеч. пер.*), которые являются мерой громкости всех тонов, лежащих

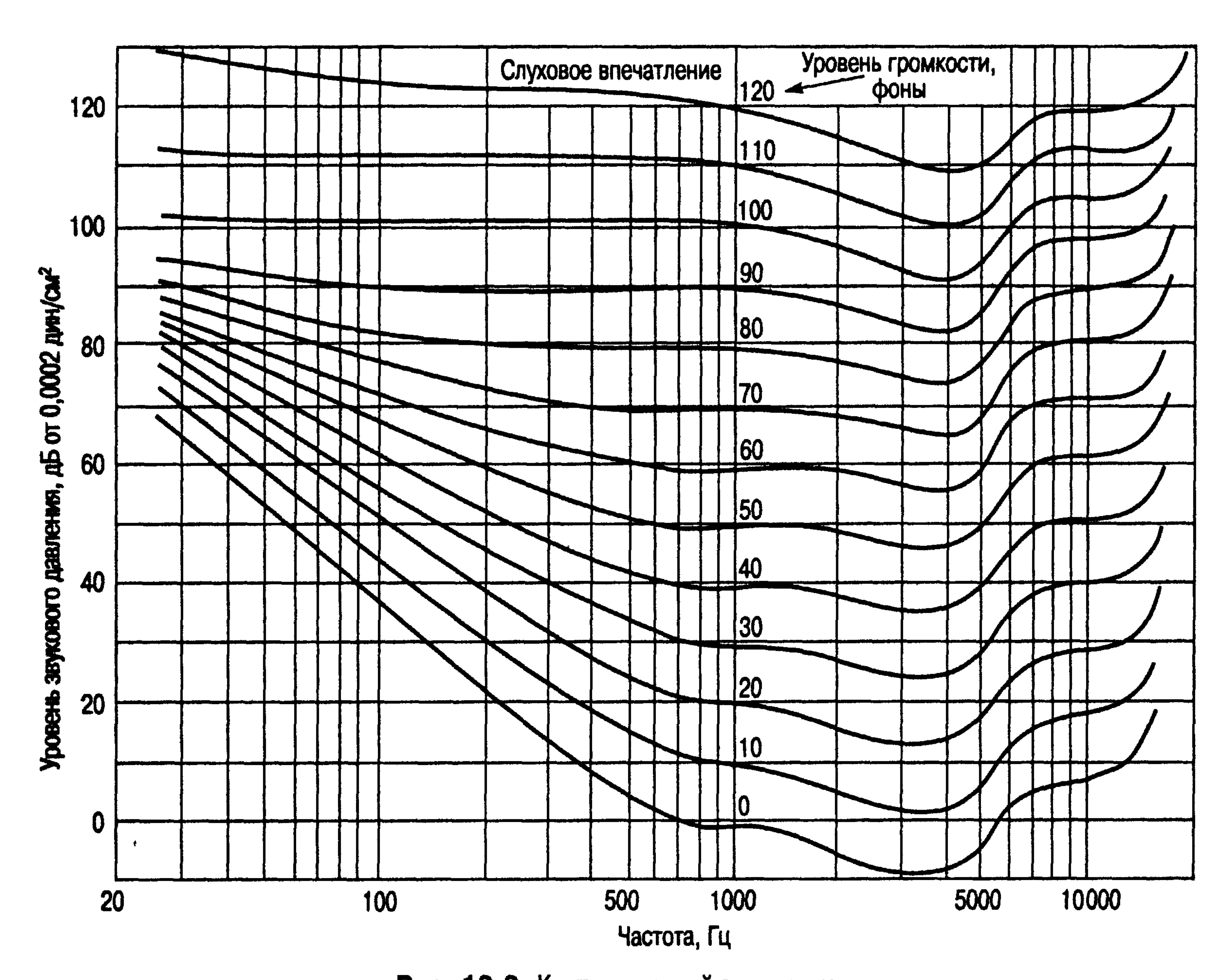


Рис. 13.3. Контуры равной громкости

Самая нижняя кривая – 0 фонов – описывает зависимость абсолютной чувствительности уха от частоты. Тоны, интенсивности и частоты которых лежат ниже этой кривой, не слышны. (*Источник*: H. Fletcher & W. A. Munson. Loudness, its definition, measurement, and calculation. *Journal of the Acoustical Society of America*, 5, 1933, p. 82–108)

на данной кривой. Все тоны, лежащие на одном и том же контуре равной громкости, звучат одинаково громко, и их громкость оценивается одинаковым числом фонов. Число фонов для данной кривой равно числу децибел стандартного тона с частотой 1000 Гц, громкость которого равна громкости всех тонов, лежащих на данной кривой. Количество фонов данного тона (независимо от его частоты) численно равно количеству децибел тона с частотой 1000 Гц, который звучит так же громко, как данный тон. В качестве примера рассмотрим кривую, отмеченную на рис. 13.3 цифрой 30. Любой звук, частота и интенсивность которого лежат на этой кривой, имеет такую же громкость, как и любой другой звук, лежащий на этой кривой, хотя частоты и интенсивности этих двух звуков и не равны между собой. Следовательно, громкость тонов с частотой 60, 300 и 6000 Гц и уровнем интенсивности 65, 40 и 35 дБ соответственно равна громкости тона с частотой 1000 Гц и уровнем интенсивности, равным 30 дБ (или в соответствии с приведенным выше определением фона 30 фонам). А это значит, что тоны с частотой 60, 300 и 6000 Гц и уровнем интенсивности 65, 40 и 35 дБ соответственно имеют одинаковую громкость, уровень которой соответствует 30 фонам, и любой звук, частота и интенсивность которого укладываются на эту кривую (т. е. на кривую «30»), имеют громкость, уровень которой соответствует 30 фонам. (Важно не путать фон с соном, который описан в предыдущем подразделе. Фон используется исключительно в качестве удобного способа оценки уровня громкости любого тона относительно интенсивности равного ему по громкости тона сравнения с частотой 1000 Гц.)

Кривые, на рис. 13.3 отражают зависимость воспринимаемой громкости звука от его частоты и интенсивности и являются источниками важной информации о восприятии громкости, в частности о том, в какой мере громкость зависит от частоты. Во-первых, большинство кривых имеют волнообразный характер, что свидетельствует о том, что громкость данного тона зависит от его частоты. Так и есть: тоны одинаковой интенсивности, но с разными частотами отличаются друг от друга по громкости. Влияние частоты на громкость наиболее отчетливо проявляется при средних и низких уровнях интенсивности (около 60 фонов и ниже); при высоких уровнях интенсивности (выше 60 фонов) частота практически не играет никакой роли в восприятии громкости: контуры равной громкости близки к прямым линиям. Это значит, что для громкости достаточно интенсивных тонов характерна определенная тенденция: она не зависит от частоты. При среднем и низком уровнях интенсивности, тоны с частотами ниже 1000 Гц и выше 4000 Гц звучат менее громко, чем звуки той же самой интенсивности и с частотами в интервале от 1000 до 4000 Гц. Вогнутость соответствующих участков контуров равной громкости свидетельствует о том, что для того, чтобы тоны с этими частотами имели ту же громкость, что и тоны, частоты которых соответствуют интервалу от 1000 до 4000 Гц, они должны быть более интенсивными. Степень вогнутости кривых свидетельствует также и о том, в какой мере низкие и высокие частоты нуждаются в дополнительной интенсивности для того, чтобы громкость тонов поддерживалась на постоянном уровне.

Эта зависимость обнаруживается не только в лабораторных условиях при изучении простых звуковых волн, но и в обычных житейских ситуациях. Так, если уровень интенсивности передаваемой по радио музыки низок, может создаться

впечатление, что ей не хватает басовых звуков. Причина подобного явления заключается в том, что при низком уровне интенсивности чувствительность нашего слуха к низкочастотным звукам, воспринимаемым нами как басовые, понижается. Именно из-за этого многие стереоусилители имеют компенсирующий контур — специальное приспособление, предназначенное для прослушивания музыки при низких уровнях интенсивности, называемое *тонкомпенсатором* (некоторые усилители имеют кнопку, помеченную словом «тонкомпенсация»), которое усиливает низкие, а иногда и очень высокие частоты. Иными словами, вводя добавочное количество низких частот, контур тонкомпенсации тем самым восполняет пониженную чувствительность нашего слуха к ним. Это необходимо, ибо при уменьшении громкости усилителя (употребление этого термина в данном контексте неправомочно) относительная громкость звуков разных частот изменяется по-разному (рис. 13.3).

Частота

Хотя восприятие звука — результат взаимодействия интенсивности и частоты, многие аспекты восприятия частоты можно выделить и проанализировать отдельно. Человек с нормальным, или типичным, слухом воспринимает частоты в интервале от 20 до 20 000 Гц. Звуки с частотой ниже 20 Гц вызывают ощущение вибрации, или «дрожи», а ошущение от звуков с частотой выше 20 000 Гц можно сравнить с легкой щекоткой. Как мы уже отмечали выше (см. рис. 13.1 и 13.3), слуховой порог зависит и от интенсивности звука, и от его частоты, и человек может услышать лишь те звуки с очень высокими частотами, которые достаточно интенсивны.

Различение частоты

Вопрос о различении частот (т. е. вопрос о дифференциальном пороге) столь же уместен, как и вопрос о различении интенсивностей, и звучит так: каким должно быть минимальное изменение частоты (Δf), чтобы наблюдатель зафиксировал его? Результаты некоторых исследований свидетельствуют о том, что при средних интенсивностях звуков человек способен уловить разницу в частотах, равную 3 Гц (в интервале частот до 1000 Гц) (Harris, 1952). В интервале частот от 1000 до 10 000 Гц различимость постоянна: отношение Вебера для этого диапазона частот в широком интервале интенсивностей остается неизменным, а именно $\Delta f/f$ приблизительно равно 0,004. Так, чтобы быть воспринятой, разница в частотах двух звуков с частотой, примерно равной 10 000 Гц, должна быть равна 40 Гц (0,004 × × 10 000 Гц = 40 Гц). Это значит, что если частота продолжительного тона, равная 10 000 Гц увеличится или уменьшится на 40 Гц и станет равна 10 040 или 9960 Гц соответственно, то это изменение будет зафиксировано наблюдателем.

Важным фактором, от которого зависит определение минимально воспринимаемого изменения частоты (дифференциального порога, или порога различения, частоты), является уровень интенсивности воспринимаемых наблюдателем звуков. Уменьшение интенсивности стимула приводит к увеличению дифференциального порога (Δf) частоты. Иными словами, чем тише звук, тем труднее определить, что он отличается от других звуков, близких к нему по частоте.

Высота

Как следует из главы 12, высота тона — это субъективный психологический параметр слуха, определяющий то, насколько высоким или низким он кажется слушателю. Высота тона преимущественно зависит от частоты, но не только от нее. Как правило, высокочастотные звуки воспринимаются как высокие, а низкочастотные — как низкие. Однако между частотой звука и его высотой нет простой линейной зависимости.

Шкала количественной оценки высоты звуков (мел). Связь между высотой звука и его частотой была определена с помощью внесистемной единицы высоты звука, названной **мел**, и специального психофизического метода шкалирования, известного под названием *метода фракционирования* (Stevens & Volkmann, 1940). По определению неким стандартом ощущения высоты звука принято ощущение, вызываемое тоном с частотой 1000 Гц и уровнем интенсивности 40 дБ, высоте которого присвоено численное значение 1000 мел. Метод фракционирования, использующий стандарт с частотой 1000 Гц, заключается в следующем. Испытуемому поочередно предъявляют два тона, интенсивность звучания которых постоянна во времени, что же касается частоты этих тонов, то фиксированное значение имеет частота только одного из них. Испытуемый изменяет частоту второго звука до тех пор, пока его высота не будет восприниматься им как равная какой-то части высоты звука с зафиксированной частотой, например его половине. Поскольку высота звука с частотой 1000 Гц равна 1000 мел, частота звука, который кажется наблюдателю в два раза менее высоким, оценивается в 500 мел. Аналогичным образом высота звука, который воспринимается как в два раза более высокий, чем звук с частотой 1000 Гц, оценивается в 2000 мел, а того, который кажется в три раза более высоким, — в 3000 мел. Распространение этой процедуры на другие частоты и экстраполяция результатов приводит к построению шкалы частота — высота, представленной на рис. 13.4 и показывающей, сколько мел соответствуют той или иной частоте. Обратите внимание на то, что единственный тон, для которого численные значения частот и мел равны, — это звук с частотой 1000 Гц (по определению).

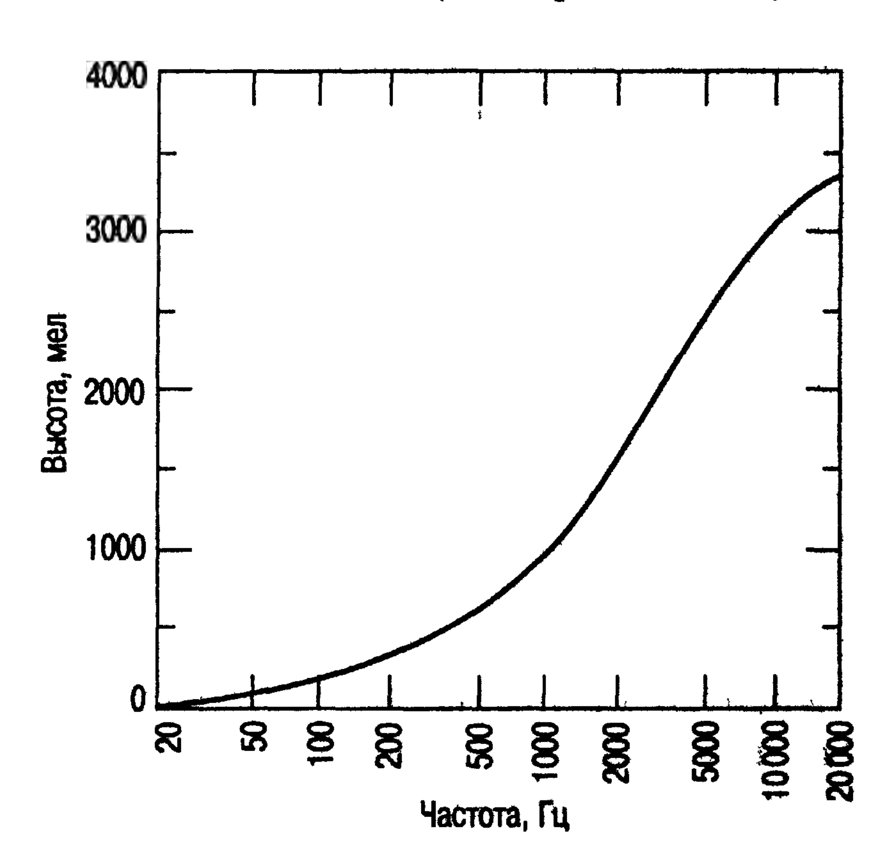


Рис. 13.4. Зависимость высоты тона от его частоты

Высота выражена в мелах, а частота – в герцах. Кривая показывает, как изменение частоты звука влияет на восприятие его высоты. Обратите внимание на неравномерность возрастания высоты тона при увеличении его частоты: в диапазоне частот до 1000 Гц воспринимаемая высота тона растет быстрее, чем для частот более 1000 Гц. Шкала частот – логарифмическая. (*Источник*: Stevens & Volkmann, 1940)

Шкала количественной оценки высоты, единицей которой является мел, свидетельствует об отсутствии линейной зависимости между частотой и высотой. Известно, что высота тонов с частотой менее 1000 Гц возрастает быстрее, чем частота, а высота тонов с частотой более 1000 Гц — медленнее, чем частота Иными словами, для звуков с частотой более 1000 Гц требуется более существенное изменение частоты для того, чтобы изменилась высота, чем для звуков с частотой менее 1000 Гц. Как видно из рис. 13.4, тоны, высота которых равна 500, 2000 и 3000 мел и которые воспринимаются: первый как в два раза менее высокий, второй как в два раза более высокий, а третий как в три раза более высокий, чем стандартный тон с частотой 1000 Гц, имеют частоты, равные примерно 400, 3000 и 10 000 Гц соответственно. (Хотя шкала, единицей которой является мел, и полезна, поскольку позволяет упрощенно выразить взаимосвязь частоты и высоты относительно простых звуков, в музыкальной практике она не очень эффективна.)

Высота и интенсивность

Влияние интенсивности на высоту относительно чистых тонов поддается измерению. Стивенс с помощью одного наблюдателя, прошедшего специальную подготовку, провел ставшее классическим исследование, в котором определил влияние интенсивности на высоту тонов 11 частот в диапазоне от 150 до 12 000 Гц (Stevens, 1935). Он последовательно предъявлял наблюдателю два тона, частоты которых отличались лишь незначительно, и наблюдатель таким образом подбирал интенсивность одного из них, чтобы они воспринимались как равные по высоте. Таким образом, у наблюдателя была возможность компенсировать разницу в частотах По мере возрастания частоты (для тонов с частотой 3000 Гц и выше) высота тона поддерживалась постоянной *за счет снижения* его интенсивности. Напротив, по мере возрастания частоты тонов с частотой 500 Гц и ниже их высота поддерживалась на постоянном уровне *за счет увеличения* интенсивности. Характер зависимости высоты звука от его частоты, выявленный этими разными способами, таков: при увеличении интенсивности высота высокочастотных тонов возрастает, а низкочастотных — снижается. Влияние интенсивности на высоту тонов со средними частотами (в диапазоне 1000–2000 Гц) минимально (см. также Gulick, 1971).

Прежде чем завершить специальное обсуждение громкости и высоты, стоит подчеркнуть различие между физическими и психологическими параметрами аудиального стимула. Важно не путать физические свойства звука — его интенсивность (или амплитуду) и частоту (и сложность) — с такими его психологическими свойствами, как громкость и высота (и тембр). Это совершенно разные характеристики звука. Более того, несмотря на то что между интенсивностью и громкостью, так же как и между частотой и высотой звука, существуют важные зависимости, у нас была возможность убедиться в том, что эти зависимости отнюдь не просты. Например, двукратное увеличение интенсивности не удваивает громкости, а двукратное увеличение частоты не удваивает высоты звука. Далее, как следует из контуров равной громкости (рис. 13.3), изменение частоты звука сказывается не только на его высоте, но, возможно, и на его громкости. Данные о физических и психологических свойствах звука, а также о единицах их измерения обобщены в табл. 13.1.

Таблица 13.1

Физические и сенсорные параметры звука и единицы их измерения

Физический параметр	Единица измерения	Сенсорный параметр	Единица измерения
Интенсивность, или амплитуда	Децибел (дБ)	Громкость	Сон, фон
Частота	Герц (Гц)	Высота	Мел
Сложность		Тембр	

Влияние продолжительности звучания аудиального стимула на его восприятие

Поскольку преобразование акустической энергии в нервную и возбуждение слухового механизма протекает во времени, можно ожидать, что восприятие аудиального стимула зависит от времени его воздействия. Чтобы распознать качества тона, нужно иметь возможность слышать его в течение какого-то минимального времени. Например, если тон, частота и интенсивность которого в принципе могут быть восприняты человеком, предъявить всего на несколько миллисекунд, он потеряет свои тональные характеристики и либо вообще не будет услышан, либо будет воспринят как щелчок. Чтобы слушатель смог воспринять высоту звука данной частоты как стабильную и узнаваемую, звук должен длиться не менее 250 мс (Gulick et al., 1989). Как правило, мы значительно лучше распознаем тоны и различаем тоны разных частот, когда время их звучания достаточно велико (Dai & Green, 1993).

Продолжительность звучания влияет также и на громкость. Если в результате постепенного уменьшения продолжительность звучания становится менее 200 мс, для поддержания громкости на постоянном уровне нужно увеличивать интенсивность звука. Звуки, длящиеся менее 200 мс, воспринимаются как менее громкие, чем более продолжительные звуки той же интенсивности. Следовательно, хотя такие сенсорные параметры звука, как высота и громкость, в первую очередь зависят от частоты и интенсивности звуковой волны, вторым по значению фактором, влияющим на них, является продолжительность аудиальной стимуляции. В определенных пределах распознавание громкости и высоты звука возрастает по мере увеличения продолжительности кратковременной стимуляции.

Влияние мультитональной стимуляции

Биения

Человек, на которого одновременно воздействуют два звука одинаковой интенсивности, лишь незначительно отличающиеся по частоте, может воспринимать **биения**. Возможно, лучшее определение биений — восприятие одного пульсирующего тона одной высоты, примерно равной среднему значению высот обоих тонов, но с периодически изменяющейся громкостью, которая то прибывает, то идет на убыль.

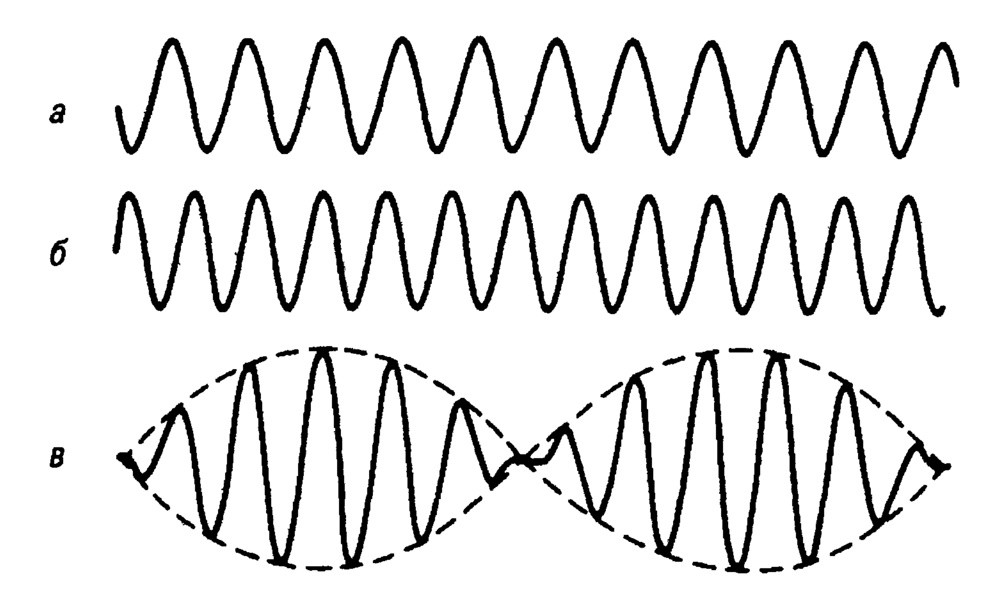


Рис. 13.5. Биения

Представлены две звуковые волны – *а* и *б*, принадлежащие двум тонам, причем частота волны *б* несколько выше. При одновременном звучании двух тонов волны взаимодействуют друг с другом, образуя сложный тон, интенсивность которого изменяется со скоростью, равной разности между частотами двух волн. Фрагменты волны *в*, очерченные пунктирными линиями, отражают изменение интенсивности, называемое частотой биения. (*Источник:* M. Mayer. *Sensory perception laboratory manual.* New York: Wiley, 1982, p. 91)

Частота флуктуаций громкости в биении точно соответствует разности частот двух воздействующих одновременно звуков. Причина возникновения биений чисто физическая и заключается в том, что при наложении двух колебаний с близкими частотами возникают колебания с периодически изменяющейся амплитудой и исходные звуковые волны попеременно то усиливают, то гасят друг друга. Как показано на рис. 13.5, при этом образуется сложный тон, интенсивность которого изменяется со скоростью, равной разности частот двух исходных тонов.

Следовательно, когда одновременно генерируются два тона, частоты которых отличаются, допустим на 2 Гц, их звуковые волны будут синфазны (т. е. будут одновременно достигать компрессии) дважды за 1 с и столько же раз за 1 с будут не в фазе (т. е. пик одной волны будет совпадать с подошвой другой волны). Ухо воспринимает чередование синфазности и расхождения по фазе как периодические изменения громкости, т. е. как *биения*.

По мере увеличения разницы между тонами частота изменений громкости возрастает, и биения начинают сливаться. При достаточно большой разнице в частотах (например, если она равна примерно 30 Гц) результирующий звук приобретает неприятную «шероховатость».

Маскировка

Восприятие звука зависит не только от его собственных частоты и интенсивности, но и от других одновременно присутствующих звуков. Общее правило таково: если одновременно присутствуют два аудиальных стимула, имеющих приблизительно равную частоту, но разные интенсивности, более интенсивный тон понизит или полностью исключит восприятие менее интенсивного тона. Ощущение, которое испытываешь, когда один звук заглушает другой, известно всем. Типичная классная комната заполнена разнообразными звуками: учащиеся двигаются, кашляют, шепчутся, шелестят бумагами, и на фоне всех этих звуков порой трудно рассы-

шать голос учителя. Подобное явление, называемое **маскировкой**, выражается в возрастании порога восприятия одного тона, называемого *тестовым тоном*, вследствие присутствия другого тона, называемого *маской*.

Классическими исследованиями маскировки признаны исследования, выполненные Вигелем и Лейном (Wegel & Lane, 1924); обобщенные результаты более позднего изучения этого явления, проведенного Звикером и Шарфом, представлены на рис. 13.6 (Zwicker & Scharf, 1965).

На рисунке представлены результаты изучения маскировки звуков разной частоты тремя уровнями интенсивности узкого интервала частот, примерно равных 1200 Гц (указан стрелкой над словами «частота маски»). Каждая кривая отражает степень маскировки частотой 1200 Гц с определенной интенсивностью. Маскирующий эффект оценивался на основании повышения порога восприятия интенсивности тестовых тонов, частота которых отложена на абсциссе, в присутствии масок с частотой 1200 Гц и с разными интенсивностями. Как следует из рисунка, в присутствии маски слуховой порог повышается и степень этого повышения зависит от интенсивности и частоты маски, а именно: тестовые тоны, частота которых близка к частоте маски, более подвержены ее влиянию, нежели тестовые тоны, частота которых заметно отличается от ее частоты. Следовательно, чем меньше разница между частотой тестового тона и частотой маски, тем заметнее ее маскирующий эффект. Кроме того, сопоставление результатов, полученных для масок с разными интенсивностями, свидетельствует о том, что увеличение этого параметра также приводит к возрастанию маскирующего эффекта.

Из рисунка очевидна и асимметрия кривых, соответствующих интенсивности 80 и 110 дБ. Это значит, что в отношении разных частот маскирующий эффект прояв-

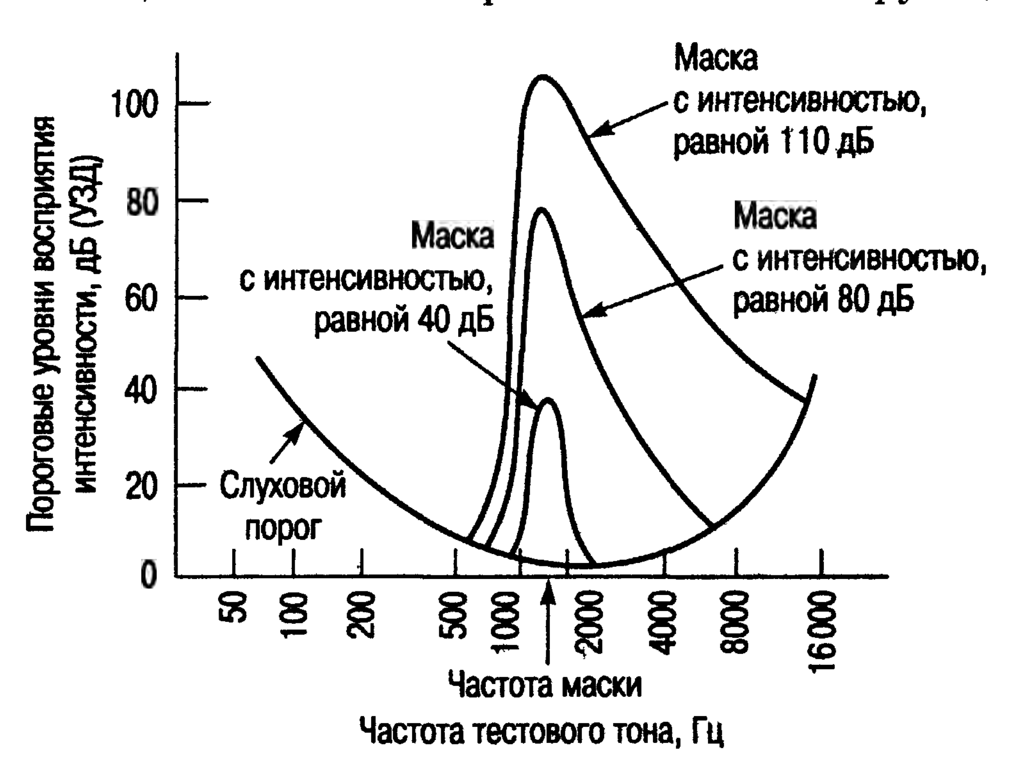


Рис. 13.6. Маскировка

Представлены пороговые уровни восприятия интенсивности в присутствии трех маскирующих стимулов с частотой, приблизительно равной 1200 Гц, и разными интенсивностями. Интенсивности масок в децибелах обозначены цифрами на кривых, расположение которых на рисунке характеризует уровень маскирующего эффекта: чем выше лежит кривая, тем больше маскирующий эффект. Стимулы, интенсивность которых превышает 40 дБ, маскируют тоны, частота которых превышает их собственную частоту; тоны с меньшей частотой ими практически не маскируются. (Zwicker & Scharf, 1965)

ляется по-разному: он сильнее проявляется в отношении тех тестовых тонов, частоты которых превышают частоту маски. Иными словами, низкие частоты более эффективно маскируют высокочастотные стимулы, чем низкочастотные. Даже маска, интенсивность которой равна 110 дБ, лишь незначительно влияет на тестовые тона, частоты которых ниже ее собственной частоты Одновременно обращает на себя внимание и другой факт: тенденция к асимметрии маскирующего эффекта характерна только для масок, интенсивность которых превышает 40 дБ (УЗД). Действительно, маске, интенсивность которой равна 40 дБ, соответствует практически симметричная кривая.

Маскировка и активность базилярной мембраны. Гипотеза «занятой линии». Многие особенности маскирующих эффектов очень просто объясняются на основании анализа взаимодействия и интерференции паттернов смещений базилярной мембраны. Подобное объяснение иногда называют **гипотезой «занятой линии»** (Scharf & Buus, 1986). Суть этой гипотезы заключается в следующем: заглушающая тестовый тон маска возбуждает ту же самую ограниченную группу волокон слухового нерва, предотвращая тем самым их стимуляцию тестовым тоном. Следовательно, маскирующий эффект проявляется тогда, когда нейронные структуры, в обычных условиях стимулируемые данным тоном, оказываются «слишком занятыми» маской, чтобы адекватно отреагировать на него.

В пользу гипотезы «занятой линии» свидетельствуют результаты изучения паттерна смещений базилярной мембраны. Вспомните о существовании на ней пространственной репрезентации частот (см. рис. 12.15 и 12.20 в главе 12) и обратите внимание на асимметрию ее смещений (рис. 12.20): паттерн смещений базилярной мембраны, создаваемый низкочастотными звуками, относительно широк и охватывает бóльшую часть длины мембраны. Что же касается низкочастотных звуков, то их воздействие приводит к возникновению более четких («острых») паттернов меньшей площади, пики которых лежат ближе к области стремени и овальному окну.

Данные о роли смещения базилярной мембраны в эффекте маскировки обобщены на рис. 13.7.

Как следует из рис. 13.7, *а*, когда частота и интенсивность маски превышают частоту и интенсивность тестового тона, создаваемый ею паттерн смещений затрагивает лишь часть базилярной мембраны. (Вспомните, что пики волн с большими частотами располагаются ближе к стремени, что применительно к рис. 13 7 означает смещение влево.) Поскольку низкочастотный тестовый тон вызывает смещение другого участка базилярной мембраны, не перекрывающегося с тем, смещение которого вызывает маска, маскирующий эффект последней относительно невелик, тестовый тон различим. Напротив, если частота маски ниже частоты тестового тона с низкой интенсивностью (рис. 13.7, *б*), смещение базилярной мембраны под воздействием маски имеет тенденцию к перекрыванию («поглощению») смещения, вызываемого тестовым тоном, в результате чего вероятность обнаружения последнего либо снижается, либо вовсе отсутствует. Однако если его тестовый тон значительно интенсивнее маски, создаваемый им паттерн смещения базилярной мембраны отличен от паттерна, создаваемого маской, и его можно обнаружить (рис. 13.7, *в*).

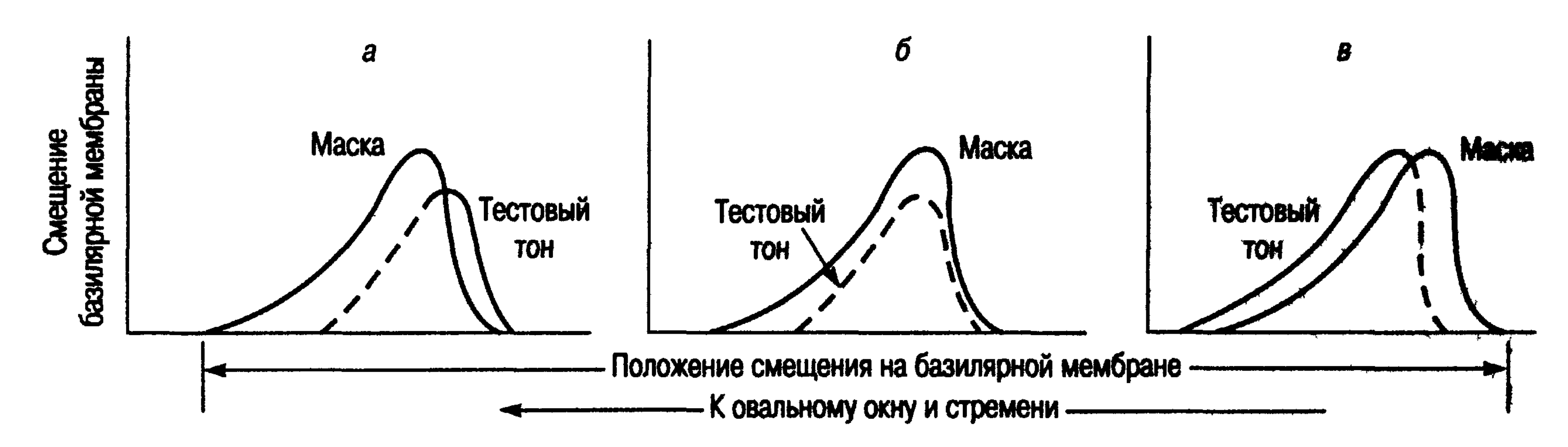


Рис. 13.7. Маскировка и смещение базилярной мембраны

а – интенсивность и частота маски выше, чем интенсивность и частота тестового тона. Низкочастотный тестовый тон вызывает смещение той части базилярной мембраны, где отсутствует перекрывание, т. е. далеко от стремени и овального окна. (Вспомните, что высокие частоты вызывают максимальное смещение базилярной мембраны вблизи области стремени и овального окна, т. е. в левой части каждого графика) Следовательно, «вмешательство» маски не окончательное и тестовый тон воспринимаем. *б* – частота маски ниже, а интенсивность выше, чем у тестового тона. В данном случае влияние интерференции паттернов смещений базилярной мембраны под влиянием маски и тестового тона велико и тестовый тон неотличим от маски *в* – частота этой маски тоже ниже частоты тестового тона, но интенсивность последнего достаточна велика, благодаря чему он и воспринимается как отдельный звук.

Маскировка одного тона другим возможна не только при их одновременном предъявлении. Эффект интерференции возникает и тогда, когда маска предъявляется перед тестовым тоном (прямая маскировка) и после него (обратная маскировка). Например, при обратной маскировке предъявление более интенсивной маски спустя примерно 50 мс после тестового тона может привести к тому, что он перестанет восприниматься, хотя до этого и был слышен. Кроме того, стимулирование одного уха более интенсивным звуком может сделать неслышным второй, более слабый звук, стимулирующий другое ухо. Этот эффект называется *интерауральной маскировкой.* Полагают, что он центрального происхождения и что источник интерференции, лежащей в основе интерауральной маскировки, располагается на более высоких уровнях аудиальной системы.

Усталость слуха и аудиальная адаптация

Как правило, после устранения тона-маски уровень нормальной пороговой чувствительности, существовавший до маскировки, быстро восстанавливается. Однако это не всегда свидетельствует о прекращении влияния последней.

Усталость слуха и сдвиги порога. После интенсивной и продолжительной маскировки возросший порог чувствительности может сохраняться в течение нескольких часов или даже дней в виде временного понижения слуха, называемого *усталостью слуха.* Следовательно, **усталость слуха** — это временное снижение (притупление) чувствительности к звукам, предъявляемым *непосредственно после* интенсивных звуков. Как и в случае маскировки, при этом наблюдается возрастание порога восприятия таких звуков (или они кажутся менее громкими). Однако маскировка — это временное снижение чувствительности *в ходе* стимуляции другим тоном (или непосредственно после нее). Нет ничего удивительного в том, что продолжительность и степень усталости слуха зависят от продолжительности и интенсивности стимулирующего звука.

Мера усталости слуха — возрастание слухового порога — называется **временным сдвигом слухового порога (ВССП)**. Результаты определения слуховых порогов для широкого диапазона частот, полученные сразу же после прекращения интенсивной стимуляции, сравниваются с результатами определений, выполненных до интенсивной стимуляции Сдвиг слухового порога (для различных частот) является мерой понижения слуха, вызванного его усталостью.

Аудиограмма, представленная на рис. 13.8, характеризует степень понижения слуха как результат усталости слуха вследствие стимуляции *белым шумом* (смесью звуковых волн, диапазон изменения интенсивностей и частот которых очень широк).

Самая верхняя кривая, соответствующая нулевому понижению слуха, отражает возвращение чувствительности слуха испытуемого на «достимуляционный» уровень; далее следуют кривые, соответствующие временному понижению слуха через определенные периоды после прекращения воздействия шума. Из рисунка следует, что временное понижение слуха вследствие воздействия избыточного шума более всего сказывается на восприятии высоких частот (от 2000 до 6000 Гц)

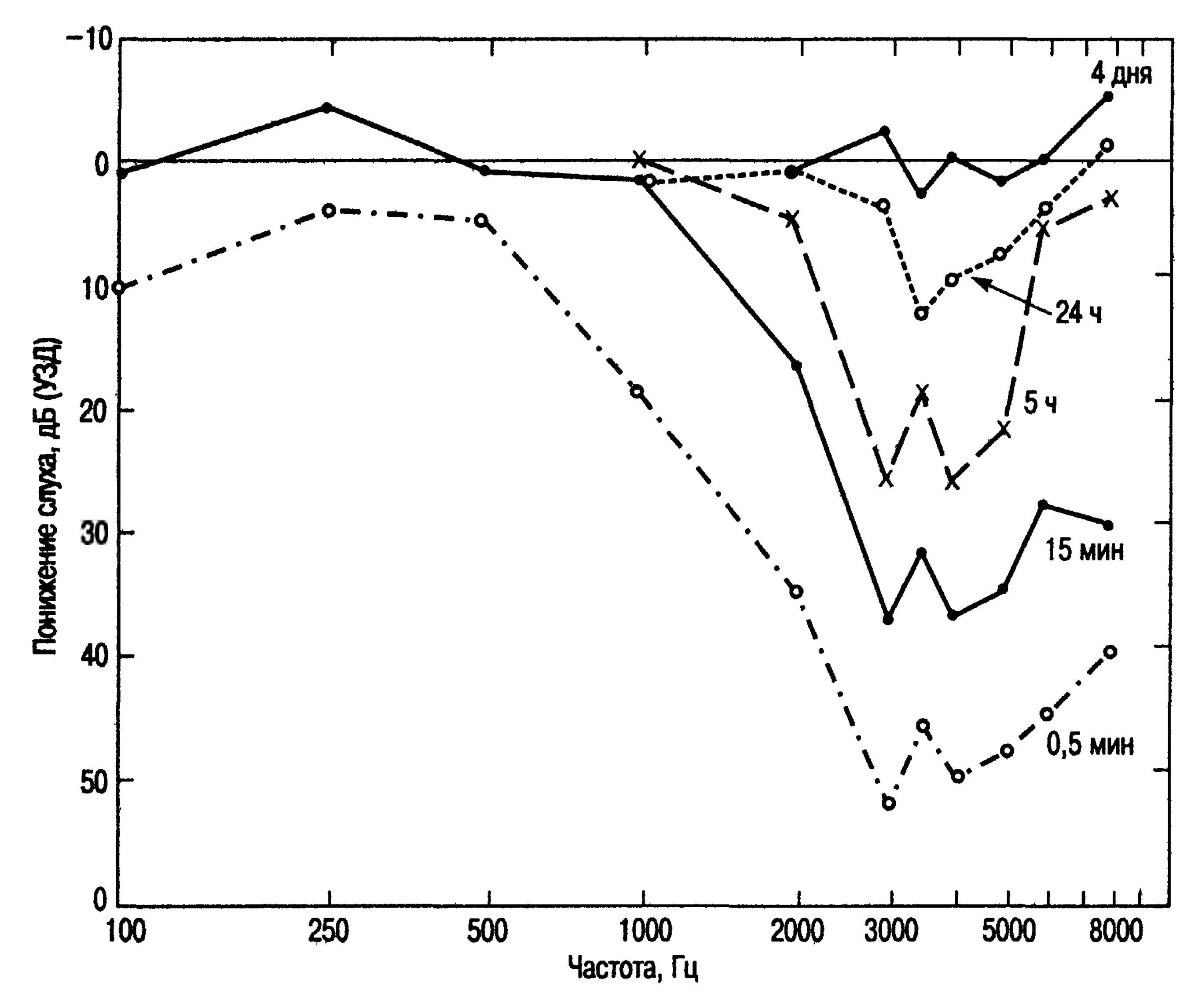


Рис. 13.8. Аудиограмма, показывающая изменения чувствительности слуха к разным частотам в результате стимуляции интенсивным белым шумом (115 дБ) в течение 20 мин

Временный сдвиг порога (временное понижение слуха) определялся через разные промежутки времени после прекращения стимуляции интенсивным белым шумом (т. е. после разных по продолжительности периодов отдыха), и каждому из этих определений соответствует отдельная кривая. Из рисунка следует, что, по мере того как период отдыха увеличивается, чувствительность слуха постепенно приближается к первоначальному уровню и наконец достигает ее (кривая, соответствующая нулевому понижению слуха). Наиболее значительное временное понижение слуха вызывают частоты, лежащие в интервале от 2000 до 6000 Гц. (*Источник* Postman & Egan, 1949.)

и что по мере увеличения продолжительности периода отдыха чувствительность слуха приближается к «достимуляционному» уровню.

Смещение слухового порога вследствие избыточной аудиальной стимуляции, имеющее необратимый характер, называется **необратимым сдвигом слухового порога (НССП).** Необратимый сдвиг слухового порога — это такое изменение чувствительности вследствие избыточной аудиальной стимуляции, при котором слуховой порог *никогда* не возвращается к своему «достимуляционному» уровню, а потому представляет собой одну из форм понижения слуха. Хотя НССП может быть результатом и однократного воздействия чрезвычайно интенсивного шума (например, взрыва), и систематического прослушивания очень громкой музыки, как правило, он — следствие многолетнего, постоянного пребывания под воздействием такого шума, источником которого являются некоторые промышленные предприятия. (Вспомните раздел, посвященный снижению *слуха вследствие избыточной звуковой стимуляции.*)

Аудиальная адаптация. Со сдвигом слухового порога вследствие усталости слуха связано и другое явление, называемое **аудиальной адаптацией** и проявляющееся в том, что воспринимаемая громкость аудиального стимула, предъявляемого в течение продолжительного периода времени, постепенно снижается. Иными словами, *долго* звучащий тон со временем начинает казаться менее громким. С течением времени продолжающееся звучание, значительно превышающее по интенсивности слуховой порог, начинает казаться менее громким, а те звуки, интенсивность которых близка к пороговой, могут стать неслышными. Известно, что результатом 3-минутного непрерывного воздействия звука, интенсивность которого равна 80 дБ, становится понижение чувствительности к нему примерно на 20 дБ (Moore, 1989). Это значит, что спустя три минуты он будет восприниматься как звук с интенсивностью, равной 60 дБ. Аудиальная адаптация — весьма распространенное явление. Она объясняет, почему мы сразу же замечаем внезапную остановку таких постоянно работающих приборов, как холодильники или кондиционеры воздуха: резкое прекращение аудиальной стимуляции обостряет наше восприятие.

Если продолжительное воздействие интенсивного звука снижает чувствительность к громкости, разумно предположить, что длительное воздействие относительно слабого аудиального стимула способствует повышению чувствительности к звукам низкой интенсивности. Увеличение чувствительности вследствие относительной *нехватки* аудиальной стимуляции аналогично темновой адаптации — процессу привыкания к плохому освещению, которая проявляется в том, что пребывание в темноте способствует значительному увеличению чувствительности визуальной системы (см. главу 4). Не исключено, что под воздействием всех аудиальных впечатлений дня чувствительность уха к ночным звукам уменьшается. Следовательно, ночной сон может способствовать восстановлению первоначальной чувствительности, поскольку, когда человек спит, его аудиальная система отдыхает. Этим объясняется, почему утром звук будильника, врывающийся в относительную тишину ночного сна, кажется вам значительно более громким, чем накануне вечером, когда вы заводили его. Разумеется, равновероятно и другое: звук будильника утром кажется таким пронзительным (и громким) вовсе не потому, что ваш слух оправился от акустической усталости, накопившейся за минувший день, а потому, что вам просто не хочется вставать.

Субъективные свойства тона

Объем и плотность

В литературе по психоакустике упоминаются некоторые субъективные свойства чистых тонов, которые нельзя объяснить только высотой и громкостью последних. Одним из таких субъективных параметров является **объем** — термин, которым характеризуют кажущийся «размер» тона, его обширность, или объемность. Возникновение этого термина основано на представлении о том, что при восприятии некоторых звуков, независимо от их высоты и громкости, создается впечатление, что они занимают больше аурального «пространства», чем другие. (В данном контексте термином «объем» обозначается иное понятие, чем то, которое имеют в виду производители, например, телеаппаратуры, называя кнопки регулировки громкости звука словом «объем». Такое использования термина «объем» неправомочно.) Когда испытуемых просят расположить тоны *в соответствии со шкалой «большой—маленький»*, как правило, в число маленьких, или менее «объемных», преимущественно попадают высокочастотные звуки.

Второй субъективный параметр тона, которым оперируют специалисты по психоакустике, — **плотность**. Этим термином описывается кажущаяся «компактность», или «сжатость» («твердость»), звука, причем высокочастотные звуки воспринимаются как более плотные. Между объемом и плотностью существует обратная зависимость: чем больше объем, тем ниже плотность, и наоборот, однако и объем, и плотность увеличиваются при увеличении интенсивности тона. При значительном увеличении интенсивности низкочастотный тон может сравняться по плотности с высокочастотным (Guirao & Stevens, 1964).

Консонанс и диссонанс

Сочетание двух одновременно звучащих звуков большинством слушателей воспринимается либо как приятное, либо как неприятное. Приятное для слуха одновременное звучание разных тонов, которые смешиваются, или сливаются, друг с другом, называется **консонансом** (от латинского *consonans* — созвучие. — *Примеч. пер.*). Сочетания звуков, которые звучат неслитно и «режут слух», называются **диссонансом** (от латинского слова *dissonans* — разнозвучащий. — *Примеч. пер.*). Хотя не исключено, что для восприятия сочетания разных тонов консонанса или диссонанса важны такие факторы неаудиального характера, как привычка, культура и научение, аудиальные процессы также играют в нем определенную роль.

Частотная разница двух звуков — важное акустическое соображение, которое следует иметь в виду при решении вопроса о том, является ли их сочетание консонансом или диссонансом. Одно из объяснений возникновения диссонанса заключается в том, что близкие по частоте верхние гармоники двух фундаментальных частот придают звуку «шероховатость» (причина возникновения подобной «шероховатости» описана в подразделе, посвященном биениям; см. также Terhardt, 1977). Что же касается консонанса, то он возникает тогда, когда частотная разница между гармониками фундаментальных частот достаточно велика, звуки либо воспринимаются по отдельности, либо сливаются и усиливают друг друга.

Музыкальные инструменты — это источник и сложных тонов, содержащих много высокочастотных гармоник, что усиливает впечатление «шероховатости» звучания. А это значит, что сочетание двух тонов, принадлежащих музыкальным инструментам, скорее окажется диссонансом, чем сочетание тех двух тонов, которые можно представить простой синусоидальной волной.

Хотя основные психологические параметры звука, определяющие аудиальное ощущение, — громкость и высота, такие его дополнительные субъективные характеристики, как объем и плотность наряду с диссонансом или консонасом одновременно звучащих звуков, способны значительно обогатить наши слуховые впечатления.

Искусственные/естественные звуки

Выше мы изложили немало важных сведений о психоакустике. Однако большинство из огромного числа исследований звука, которым нельзя отказать ни в информативности, ни в полезности, были выполнены в лабораториях с использованием строго контролируемых тонов, по большей части — чистых тонов относительно длительного звучания, которые совершенно не похожи на те звуки, которые встречаются в природе. Возможно, искусственные звуки отличаются от естественных прежде всего именно своей чистотой и продолжительностью. В природе продолжительно звучащие чистые тона — крайне редкое явление. Как писали Мастертон и Даймонд, «большинство естественных звуков и практически все естественные звуки, которые предупреждают животное о появлении потенциально опасного "незваного гостя", — очень короткие... и представляют собой не продолжительные чистые тона и даже не их простые комбинации, а щелчки, хлопки, треск, стук и глухой шум» (Masterton & Diamond, 1973, p. 419).

Выводы

В этой главе мы описали некоторые качественные и количественные зависимости между физическими параметрами простых звуков и их субъективными психологическими свойствами. Мы отметили, что высота звука в первую очередь зависит от частоты изменений звукового давления, выраженной в герцах (Гц), а его громкость — от амплитуды, или интенсивности, звуковой волны, измеряемой в децибелах (дБ).

Мы рассказали об измерении пороговых уровней интенсивности в диапазоне частот, воспринимаемых человеческим ухом, и пришли к выводу о том, что частотам, приблизительно равным 3000 Гц, соответствует минимальный слуховой порог, а следовательно, человек наиболее чувствителен именно к этим частотам. Мы также рассмотрели вопрос о дифференциальном пороге и отметили, что минимальное изменение интенсивности звука, необходимое для создания перцептивной разницы, составляет от 1 до 2 дБ.

Между интенсивностью звука и его громкостью нет прямой зависимости: громкость возрастает медленнее, чем интенсивность, в связи с чем мы описали численную меру субъективной громкости — сон — и основанную на ней шкалу. Использо-

вание этой шкалы позволило нам убедиться в том, что при трехкратном увеличении интенсивности звука (или ее увеличении на 10 дБ) его громкость удваивается.

Влияние частоты звука на его громкость было проанализировано с помощью контуров равной громкости. В определенных пределах частота звука влияет на его громкость, а именно: при сравнительно низких уровнях интенсивности ухо человека более чувствительно к частотам в диапазоне от 1000 до 4000 Гц, чем к другим частотам воспринимаемого им интервала. С точки зрения громкости это означает, что при равной интенсивности, звуки с частотой, близкой к 3000 Гц, кажутся громче, чем звуки с другими частотами.

Затем мы рассмотрели вопрос о частоте и ее различении. Мы отметили, что дифференциальный порог для частот вплоть до 1000 Гц равен 3 Гц, а отношение Вебера для частот в диапазоне 1000–10 000 Гц постоянно и равно 0,004. Порог различения зависит также и от уровня интенсивности звуков: чем ниже интенсивность, тем выше порог различения. Короче говоря, чем слабее звук, тем труднее идентифицировать его как отличный от других звуков с близкими по значению частотами.

Мы рассказали о единице измерения высоты тона, которая называется мел, и о шкале количественной оценки высоты, основанной на этой единице. Между частотой звука и его высотой нет линейной зависимости: для тонов в диапазоне до 1000 Гц высота тона (при увеличении его частоты) возрастает быстрее, чем для тонов с частотой более 1000 Гц. Кроме того, высота зависит также и от его интенсивности. Известно, что при увеличении интенсивности воспринимаемая высота высоких звуков возрастает, а низких тонов — снижается.

Затем мы рассмотрели некоторые явления и параметры стимулов, влияющие на звуковосприятие. Мы пришли к выводу, что увеличение продолжительности звучания облегчает распознавание тонов и различение тонов разных частот. Мы также рассказали о таком феномене, как слуховые биения, возникающем при одновременном стимулировании двумя разными частотами. Причина возникновения биений — поочередное взаимное усиление и подавление двух звуковых волн. Частота биений сложного тона, который возникает при этом, равна разности частот двух стимулов.

Рассматривая такое явление, как маскировка, заключающееся в том, что присутствие одного тона мешает восприятию другого тона, мы отметили некоторые общие закономерности маскировки: чем интенсивнее маскирующий тон (маска), тем больше маскирующий эффект; эффект маскировки проявляется сильнее в тех случаях, когда частоты маски и маскируемого тона близки по значению, чем когда они заметно отличаются друг от друга; маскирующий эффект интенсивных тонов проявляется сильнее в тех случаях, когда частота маскируемого звука значительно превосходит их собственную частоту, чем когда она меньше ее. Завершая обсуждение маскировки, мы проанализировали это явление исходя из представлений о конкурентном характере смещений базилярной мембраны при стимулировании двумя тонами. Объяснение эффекта маскировки на основании интерференции двух стимуляций на базилярной мембране называется гипотезой «занятой линии».

Завершая главу, мы рассказали об усталости слуха и аудиальной адаптации. Усталостью слуха называется временное снижение чувствительности к звукам, следующим непосредственно за избыточной аудиальной стимуляцией, или возра-

стание порога их восприятия. Возрастание порога слухового восприятия вследствие усталости слуха называется временным сдвигом слухового порога (ВССП). Избыточная аудиальная стимуляция может стать и причиной необратимого сдвига слухового порога (НССП). Аудиальной адаптацией называется снижение чувствительности к какому-либо звуку, наступающая после продолжительной стимуляции им. На практике это означает, что воспринимаемая громкость физически неизменного звука с течением времени уменьшается.

В последнем подразделе мы кратко описали четыре субъективных параметра тона — объем, плотность, консонанс и диссонанс.

Ключевые слова

Аудиальная адаптация
Биения
Временный сдвиг слухового порога (ВССП)
Гипотеза «занятой линии»
Диссонанс
Консонанс
Контуры равной громкости
Маскировка
Мел
Необратимый сдвиг слухового порога (НССП)
Объем
Плотность
Сон
Усталость слуха
Фон

Вопросы для проверки усвоения материала

1. Как изменение частоты влияет на определение абсолютного порога восприятия интенсивности? К какому диапазону интенсивностей наиболее чувствительна аудиальная система человека?
2. Опишите количественную зависимость между физической интенсивностью звука и его воспринимаемой громкостью. Используя шкалу, основанную на единице субъективной громкости — соне, расскажите о том, в какой мере громкость звука зависит от уровня его интенсивности.
3. Что такое контуры равной громкости? Единицей чего является фон? О какой зависимости между частотой тона и его громкостью свидетельствуют контуры равной громкости и фон?
4. Используя шкалу количественной оценки высоты тона, основанную на единице, называемой мелом, расскажите о зависимости между частотой и высотой тона. Как интенсивность тона влияет на его высоту?
5. Обобщите информацию о различении частоты и интенсивности. Каковы дифференциальные порог интенсивности и частоты?
6. Каким общим закономерностям подчиняются зависимости высоты и громкости тона от продолжительности его звучания?
7. Что такое биения? Объясните их возникновение вследствие того, что две звуковые волны отличаются и по частоте, и по фазе.

8. Расскажите об аудиальной маскировке и перечислите условия, при которых возникает это явление. Каким общим закономерностям подчиняется связь между звуком-маской и теми звуками, которые он маскирует? Известно, что высокоинтенсивный тон эффективнее маскирует звуки более высокие, чем он сам, нежели те, которые ниже, чем он. Объясните это явление.
9. Воспользовавшись гипотезой «занятой линии», объясните феномен маскировки на основе анализа интерференции звуковых волн на базилярной мембране.
10. Что является причиной усталости слуха и аудиальной адаптации? Как они влияют на слуховой порог? Чем отличаются друг от друга аудиальная маскировка, усталость слуха и аудиальная адаптация?
11. Расскажите о таких субъективных характеристиках звука, как объем и плотность. Как частота звука и его интенсивность влияют на них? Что такое консонанс и диссонанс? От чего зависит восприятие сочетания тонов как консонанса или как диссонанса? Какова роль частоты в возникновении консонанса и диссонанса?

ГЛАВА 14

Паттерн аудиального восприятия: звук как источник информации

В этой главе мы рассмотрим восприятие значимой (имеющей смысл) информации, содержащейся в звуке. Информации, которая содержится в звуках, существующих в природе, достаточно для определения как положения в пространстве их источников, так и характера последних. Более того, благодаря вокализации и восприятию звуков многим биологическим видам доступна важная форма коммуникации. Что же касается человека, то именно восприятию звуков, несущих в себе определенную информацию, мы обязаны двумя своими уникальными навыками: способностью воспринимать музыку и способностью воспринимать речь — вокально-аудиальному поведению, которое как качественно, так и количественно значительно превосходит звуковую коммуникацию других биологических видов.

В этой главе, завершающей рассказ о слухе и аудиальной системе, мы расскажем о механизмах звуковосприятия, обратив основное внимание на то, каким образом они способствуют восприятию звука как источника информации, а именно на аудиальное восприятие пространства и локализацию источников звуков, на восприятие музыки и на звуковую коммуникацию между животными, и в первую очередь — на восприятие человеческой речи. Начнем же мы с обсуждения вопроса о том, что имеет непосредственное отношение к механизму звуковосприятия,— с нейронных связей между ухом и мозгом, обеспечивающих извлечение из звуков заключенной в них информации.

Проводящий путь слухового анализатора и центральные структуры

В двух предыдущих главах мы описали только один структурный элемент аудиальной системы — ухо. Однако одно ухо — это только половина звуковоспринимающего аппарата. Как уже было сказано выше, когда речь шла о двух глазах, два уха — это не просто дублирование определенного органа. В действительности уши функционируют не независимо друг от друга; скорее можно говорить как об их нейронном, так и поведенческом взаимодействии. Понимание этого взаимодей-

ствия — ключ к пониманию функциональных последствий воздействия звука, которым преимущественно и посвящена данная глава. В соответствии с этим в данном разделе мы вновь обратимся к некоторым физиологическим аспектам слуха, речь о которых шла в главе 12. Однако нейронные структуры, механизмы и связи, описанные в нем, имеют непосредственное отношение к совершенно конкретным функциям: к локализации звука и коммуникации.

Принципиальная схема нейронных связей между ухом и мозгом представлена на рис. 14.1. Волокна слухового нерва, выходящие из внутреннего уха, образуют ряд синаптических связей с различными ядрами, лежащими на пути слухового нерва в

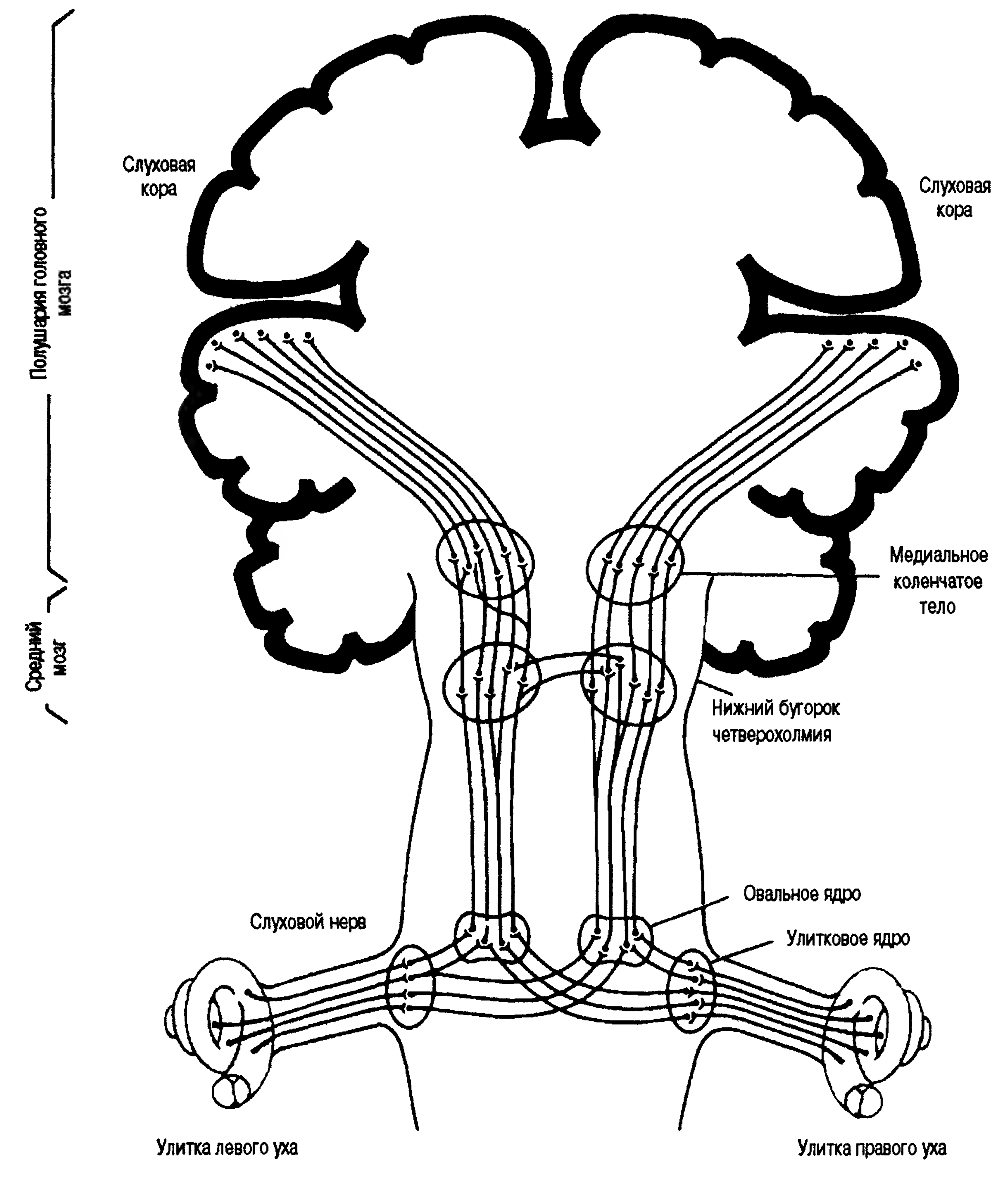


Рис. 14.1. Схематическое изображение нейронных связей обеих улиток со слуховой корой

кору головного мозга. Первой нейронной структурой, с которой слуховой нерв встречается по выходе из внутреннего уха, является *улитковое ядро,* лежащее в основании заднего мозга. Нервные волокна, выходящие из улиткового ядра, распределяются по нескольким направлениям. Каждое улитковое ядро направляет часть своих волокон слухового нерва к *овальному ядру,* называемому также *верхней оливой,* расположенному в том же полушарии мозга (или *ипсилатерально*), однако большинство волокон улиткового ядра направляются к овальному ядру, расположенному в противоположном полушарии мозга, т. е. *контрлатерально.* Таким образом, бóльшая часть нервных волокон из каждого уха (около 60%) оказывается в противоположном полушарии мозга. Преимущественно контрлатеральная организация связи нейронных элементов одной половины тела, т. е. связь с противоположным полушарием мозга, характерна для большинства нейронных систем. Поскольку в овальном ядре встречаются нервные волокна, исходящие из обеих улиток, оно может сравнивать различные аспекты *бинауральной* стимуляции, т. е. стимуляции обеих улиток. Как станет ясно из дальнейшего изложения, в результате обработки аудиальной системой бинауральной стимуляции выявляется различие в нейронных сигналах, поступающих от обеих улиток, которое является важным источником информации о локализации звука.

Каждое овальное ядро, принимающее нейронные импульсы от обеих улиток, направляет свой бинауральный нейронный сигнал *нижнему холмику* (*бугорку*) *четверохолмия*, где нервные волокна снова перекрещиваются, в результате чего каждый нижний холмик четверохолмия получает аудиальные сигналы от обеих улиток, что является гарантией представительства стимуляции обеих улиток в нейронных трактах обоих полушарий мозга. Нейронные сигналы от каждого из нижних бугорков четверохолмия поступают в *медиальное коленчатое тело* — важную сенсорную структуру таламуса, а затем проецируются в **слуховую кору головного мозга**, расположенную в височной доле каждого полушария. (На рис. 14.1 это не показано, но некоторые нейроны каждого медиального коленчатого тела связаны также и с верхним бугорком четверохолмия, который, как уже отмечалось в главе 3, играет роль интегратора аудиальной и визуальной информации, относящейся к локализации объектов.) Поскольку на овальном ядре и на нижнем бугорке четверохолмия происходит перекрещивание нервных волокон, большинство кортикальных нейронов слуховой коры получают сигналы от обеих улиток. Следовательно, аудиальный сигнал, возникающий в обоих кортиевых органах, передается в слуховую кору каждого полушария последовательностью синаптических связей.

Между пространственным расположением нейронов в слуховой коре и частотами звуков, к которым они чувствительны, существует совершенно определенная связь: нейроны, чувствительные к близким по значению частотам, располагаются в непосредственной близости друг от друга. Пространственное расположение частот, характерное для слуховой коры, называется **тонотопической** организацией (см. главу 12). Иными словами, «тонотопической» называется такая организация аудиальной системы, в соответствии с которой нейронные элементы, чувствительные к аналогичным частотам, располагаются рядом.

Теперь мы переходим к рассмотрению функциональной релевантности некоторых структурных связей слухового нейронного тракта. В первую очередь мы рас-

смотрим, как организована передача нейронного возбуждения от уха к мозгу, а затем — то, каким образом эта нейронная трансмиссия обеспечивает пространственную локализацию звука.

Контролирующая роль мозга и слух

Функционирование слуховой коры в первую очередь определяется перекрещивающимися нервными волокнами· перекрещивающиеся нейронные тракты быстрее передают нейронные сигналы, а сами эти сигналы более интенсивны, нежели сигналы, передаваемые неперекрещивающимися трактами. Следовательно, каждое ухо лучше представлено в противоположном полушарии мозга, т. е. звук, воспринятый, например, левым ухом, вызывает большую нейронную активность слуховой коры правого полушария (Rosenzweig, 1961).

Между слуховыми нейронными трактами существует еще одно отличие: функциональное значение левого и правого полушарий различно (Banich & Heller, 1998; Springer & Deutsch, 1993; Wıtelson, 1985). Более конкретно эта мысль может быть выражена следующим образом: активность, с которой слуховая кора и правого, и левого полушария обрабатывает и воспринимает информацию о разных свойствах звука, различна. Однако это восе не означает, что эти различия носят эксклюзивный характер, т. е. что обработка и восприятие какой-то определенной информации доступна лишь определенному участку слуховой коры какого-то одного полушария. Скорее следует согласиться с теми, кто полагает, что полушария функционально координируют свою «работу» и таким образом дополняют друг друга (Banich, 1998; Beeman & Chiarello, 1998). В общем виде подобная функциональная специализация в обработке аудиальной информации называется **контролирующей ролью мозга** (а также *латерализацией функции*, или *церебральной* (*мозговой*) *асимметрией*).

Результаты многочисленных исследований свидетельствуют о том, что слуховая кора левого полушария доминирует в аналитической обработке взаимосвязанных аудиальных стимулов, например в обработке и в восприятии информации, содержащейся в речи, и стимуляции, связанной с языком. Слуховая кора правого полушария доминирует в холистической и интегративной обработке пространственной информации и в ее восприятии, а также в восприятии некоторых невербальных звуков, включая музыку. Эти различия обнаружены в результате исследований, выполненных с применением таких методов визуализации работы мозга, как ФМРТ и ПЭТ, которые позволяют идентифицировать активные участки мозга (Zatorre et al., 1992). Существование функциональных различий между полушариями подтверждается также и многими исследователями, проводившими поведенческое тестирование и выявившими попутно некоторые связанные с этими различиями явления. Ниже будет описан специальный поведенческий тест, *дихотическое слушание,* назначение которого — доказательство существования контролирующей роли мозга (мозговой асимметрии).

Дихотическое слушание. Функциональное различие между слуховой корой левого и правого полушарий проявляется при проведении специальной аудиальной процедуры, называемой **дихотическим слушанием.** (Стимуляция обоих ушей разными стимулами называется *дихотической стимуляцией.*) Испытуемый через

два не связанных друг с другом наушника одновременно воспринимает разную информацию. Хотя подобные эксперименты, как правило, требуют специальной аудиотехники, приведенное ниже экспериментальное подтверждение описывает типичный пример дихотического слушания и представляет собой легко воспроизводимую ситуацию, при которой требуется распределение внимания.

Экспериментальное подтверждение

Дихотическое слушание

Способ одновременного стимулирования двух ушей разными стимулами заключается в следующем. Вам понадобятся три стула и два включенных радиоприемника. Составьте стулья в ряд. Сядьте на средний стул, а слева и справа от себя поставьте радиоприемники, настроенные на разные станции, но на одинаковую громкость. Желательно, чтобы обе передачи были «разговорными», – это идеальный вариант. Сидя между двумя радиоприемниками, слушайте одновременно обе передачи. Спустя примерно 60 с запишите то, что сможете вспомнить. Как правило, одна информация «вытесняется» другой, но нередки также случаи, когда «включается» то одна информация, то другая.

Если у вас нет двух радиоприемников или если вы не можете одновременно настроить их на «разговорные» передачи одинаковой громкости, попросите своих друзей сесть по обе стороны от вас, лицом к вам (т. е. один из них смотрит на ваше левое ухо, а второй – на правое) и читать одновременно два разных текста. Если оба текста будут читаться с одинаковой скоростью и одинаково громко, а также окажутся одинаково интересными (или неинтересными) для вас, вы испытаете именно то, что называется дихотическим (дихотомическим) слушанием. Слушайте тексты в течение примерно 60 с, а затем попытайтесь вспомнить, о чем вам читали. Немного подумав, вы сможете создать некую комбинацию из двух тестов, услышанных левым и правым ушами, а который из этих текстов будет преобладать в ней, зависит от того, насколько знакомым и интересным для вас было их содержание, насколько быстро они были прочитаны и т. д.

В одном из ранних исследований с использованием дихотического слушания испытуемым одновременно называли два простых числа — левому и правому уху разные. Когда испытуемых потом спрашивали, что они слышали, выяснилось, что большинство из них лучше запомнили числа, которые они слышали правым ухом (и информация о которых обрабатывалась слуховой корой левого полушария), чем те, которые воспринимались левым ухом (Kimura, 1961). Эти данные, а именно то, что правое ухо и левое полушарие доминируют в обработке информации лингвистического характера, в дальнейшем получили подтверждение, и изучение этого явления было продолжено (см. обзоры Bradshaw & Nettleton, 1983; Springer & Deutsch, 1985, 1993).

Даже когда испытуемым предъявляются такие напоминающие речь звуки, как те, что слышны при обратной прокрутке магнитофонной записи речи, звуки, воспринимаемые правым ухом, идентифицируются правильнее, чем звуки, достигающие левого уха (Kimura & Folb, 1968; см. также Bert & Avery, 1999). Что же касается стимулирования музыкой (пассажей, исполняемых солирующими музыкальными инструментами), то наблюдается обратное явление: мелодии, воспринятые левым ухом, запоминаются лучше, чем аналогичный музыкальный стимул, адресованный правому уху (Johnson & Kozma, 1977; Kimura, 1964, 1967). То же самое относится

к аккордам и к отдельным нотам, извлекаемым из музыкальных инструментов (Sidtis & Bryden, 1978), и к чистым тонам (Spreen et al., 1970). Кроме того, аудиальная система быстрее реагирует на музыкальную стимуляцию в том случае, если стимулируется левое ухо (Kallman & Corballis, 1975).

Левое ухо (правое полушарие) доминирует и в восприятии таких невербальных звуков, присущих окружающей нас обстановке, как телефонные звонки, собачий лай и тиканье часов (Curry, 1967; Knox & Kimura, 1970). Более того, доминирующая роль левого уха проявляется и в восприятии невербальной вокализации, т. е криков, вздохов и смеха (Carmon & Nachson, 1973). Итак, в восприятии вербальных стимулов доминирует правое ухо, имеющее более эффективную нейронную связь с левым полушарием, а в восприятии невербальных стимулов, включая и музыку, доминирующая роль принадлежит левому уху (правому полушарию). Функциональное различие полушарий проявляется уже на ранних стадиях развития мозга. Известно, что в обработке вербальной информации младенцами ведущая роль принадлежит левому полушарию (MacKain et al., 1983).

Интересно отметить, что у глухих специализация левого полушария на обработке лингвистической информации проявляется отчетливее, когда эта информация сообщается языком жестов или жестикуляцией, чем когда она сообщается вербально: глухие при сурдопереводе пользуются правой рукой чаще, чем левой (Corina et al., 1992). (Правая рука контролируется преимущественно левым полушарием.) Когда же глухие люди выполняют некоторые движения нелингвистического характера, требующие известных навыков, или прибегают к определенным символическим жестам (например, машут руками на прощание), никакой доминирующей роли правой руки (левого полушария) не наблюдается. С помощью таких методов визуализации работы мозга, как ФМРТ и ПЭТ, была доказана повышенная нейронная активность слуховой зоны височной доли глухих от рождения людей во время восприятия ими языка жестов (Nishimura et al., 1999). Это значит, что определенный участок мозга, который обычно функционирует как зона обработки аудиальной информации, обрабатывает и информацию, переданную не вербально, а с помощью языка жестов.

Все изложенное выше вовсе не означает, что доминирующая роль левого полушария в обработке вербальной информации — следствие его эволюции под влиянием каких-либо отличительных особенностей вербальной стимуляции как таковой. Точно так же и доминирующая роль правого полушария в обработке музыкальной стимуляции или пространственной информации никак не связана с особенностями последних. Более вероятно иное. Скорее всего, этот феномен свидетельствует о том, что в специализации полушария (или в его доминировании) критическую роль играет некий уровень аналитичности, присущий обработке вербальных или связанных с языком стимулов. Баних и Хеллер отмечали:

> Дело не в том, что левое полушарие обрабатывает вербальную информацию, а правое — пространственную [и музыкальную]. Скорее всего, левое полушарие концептуально лучше приспособлено для специализации в обработке такой информации, которая требует постепенности, последовательности и аналитичности, что оказалось вполне подходящим для обработки вербальной информации, а правое полушарие

концептуально лучше приспособлено для холистической и интегративной обработки информации, что как нельзя лучше соответствует требованиям, предъявляемым пространственной информацией [и музыкой] (Banich & Heller, 1998, p. 1).

Это наблюдение подтверждается результатами исследований, авторы которых сообщают о том, что искушенные любители музыки и музыканты-профессионалы лучше узнают простые мелодии, если слушают их правым ухом (при этом доминирующую роль в восприятии играет левое полушарие) (Bever & Chiarello, 1974; Kellar & Bever, 1980; Schlaug et al., 1995). Неподготовленные слушатели ведут себя иначе. (Вспомните, что выше мы говорили о том, что, как правило, музыка лучше воспринимается, когда ее слушают левым ухом, т. е. когда доминирующую роль играет правое полушарие.) Бивер и Чиарелло высказали предположение, суть которого заключается в том, что опытные любители и музыканты-профессионалы слушают музыку иначе, чем непрофессионалы: они анализируют информацию, которую несет в себе мелодия, так, как обычно анализируют речь. Иными словами, они «умеют воспринимать мелодию скорее как ряд артикулированных связей между отдельными компонентами, чем как единое целое» (p. 538).

Следовательно, в том, что доминирующую роль играет то левое, то правое полушарие, проявляется не различие в обработке вербальной и невербальной информации как таковых, а различие между аналитической, последовательной обработкой, которая необходима для восприятия вербального стимулирования, и холистической, интегративной обработкой.

Структурно-функциональные связи, характерные для полушарий головного мозга, иллюстрируются историей болезни французского композитора Мориса Равеля (1875–1937), автора знаменитых симфонических произведений «Испанская рапсодия» и «Болеро». В возрасте 56 лет, находясь на пике своей карьеры, композитор перенес тяжелую травму левого полушария головного мозга (Alajouanine, 1948). Несмотря на то что у него сохранился слух, Равель после травмы мог узнавать и оценивать музыку только как неопытный слушатель. Большинство его сложных аналитических музыкальных навыков оказались утраченными, и он перестал быть музыкантом-профессионалом. Он утратил способность пользоваться нотным письмом, играть на рояле и даже петь в тон.

В следующем подразделе мы продолжим обсуждение проводящих путей слухового анализатора и расскажем о главном функциональном достижении эволюции аудиальной системы и слуха — о способности к локализации звуков, или к аудиальному воспрятию пространства.

Слуховое пространственное восприятие

Способность к пространственной локализации звуков жизненно важна и для животных, и для человека. Благодаря ей становится возможным определить местоположение источника звука и избежать столкновения с ним; кроме того, она также направляет визуальное внимание. Чтобы точно определить положение источника звука в пространстве, нужно определить как его *направление*, так и его *удаленность*. Источниками этой информации являются *монауральные* (т. е воспринимаемые одним ухом) и *бинауральные* (воспринимаемые обоими ушами) признаки.

Монауральные признаки

Восприятие звукового стимула только одним ухом, т. е. на основании **монауральных признаков**, может быть полезно для приблизительной оценки удаленности, однако известно что с помощью монаурального слуха возможна и некая рудиментарная форма локализации звука (Oldfield & Parker, 1986; Slattery & Middlebrooks, 1994). При решении вопроса об удаленности источника звука важным признаком является интенсивность, или громкость, звуковой волны, достигающей уха. Чем громче звук, тем его источник кажется ближе. Если одновременно слышны два звука, то более громкий обычно воспринимается как менее удаленный. Если громкость одиночного звука постепенно изменяется, то изменяется и восприятие его удаленности. Неподвижный наблюдатель воспринимает затихающий звук как удаляющийся, а тот звук, громкость которого возрастает, — как приближающийся. Все знают, что изменения громкости сирены специального траспортного средства — признак удаленности последнего.

Несмотря на то что физическое изменение интенсивности приближающегося или удаляющегося сложного аудиального стимула с точки зрения оценки удаленности движущегося источника звука и информативно, оно определяется не только удаленностью источника звука от наблюдателя. Интересно, что оценка удаленности движущегося источника звука от неподвижного наблюдателя зависит от того, приближается источник звука к наблюдателю или удаляется от него (Neuhoff, 1998). Изменение громкости приближающегося звука кажется наблюдателю бóльшим по сравнению с аналогичным по величине изменением громкости удаляющегося звука. Иными словами, сложный звук, издаваемый приближающимся объектом, кажется наблюдателю более громким, чем аналогичный по громкости звук, издаваемый удаляющимся объектом Несмотря на то что в обоих случаях физические изменения интенсивностей равны по величине (но противоположны по направлению), существует зависящая от направления движения источника звука асимметрия в восприятии возрастающей громкости (приближающегося звука) и уменьшающейся громкости (удаляющегося звука). По данным Нейхоффа, не только изменение интенсивности приближающегося звука кажется более значительным, чем изменение интенсивности удаляющегося звука, но при увеличении интенсивности звука асимметрия восприятия возрастает. Эти результаты свидетельствуют о том, что громкие звуки (т. е. менее удаленные) имеют большее перцептивное значение, чем слабые.

С точки зрения жизни в реальном мире предпочтительное восприятие приближающихся звуков (сравнительно с восприятием удаляющихся звуков) весьма полезно, так как может обеспечить индивидуум экологическим, адаптивным преимуществом, поскольку приближающийся источник звука способен нести в себе жизненно важную, биологически релевантную информацию об окружающей среде, например он может сигнализировать о потенциальной опасности, которую таит в себе надвигающийся контакт или столкновение с движущимся источником звука. В отличие от усиливающихся звуков ослабевающие звуки, источниками которых являются удаляющиеся объекты, как правило, несут в себе не столь важную информацию. Нейхофф так охарактеризовал адаптивное значение переоценки громкости усиливающегося, или приближающегося, звука: «Предпочтительная реакция на

увеличивающуюся интенсивность гармоничных [сложных] тонов может обеспечить организм преимуществом, которое заключается в подготовке к контакту с источником звука или в увеличении запаса "прочности" при его приближении» (Neuhoff, 1998, p. 123). Следовательно, тенденция переоценивать усиливающиеся (приближающиеся) звуки отражает тот факт, что они имеют большее биологическое значение, чем затихающие (удаляющиеся) звуки.

Эффект Доплера. Другой признак изменения расстояния между неподвижным наблюдателем и движущимся источником звука является — частоты (и высоты) последнего. Возможно, вы сами обращали внимание на то, как изменяется звук сирены специального транспортного средства, проносящегося мимо вас. Это явление называется **эффектом Доплера** — по имени австрийского физика Иоганна Кристиана Доплера (1803–1853), который первым описал его в 1842 г. Эффект Доплера основан на том, что воспринимаемая частота звуковой волны зависит от скорости движения источника звука, а именно при движении источника звука частота каждой последующей звуковой волны несколько выше частоты предыдущей волны. В отличие от стационарного источника звука движущийся источник звука создает волны, которые хотя и распространяются во все стороны с постоянной скоростью, не имеют общего центра. Они имеют тенденцию к опережению («обгону») движущегося источника звука, в результате чего расстояние между следующими друг за другом волнами сокращается, и увеличивается частота звука. Перцептивный результат этого явления таков: с увеличением частоты звуковых волн, проходящих через данную точку, воспринимаемая в этой точен *высота* звука возрастает. После прохождения источника звука мимо неподвижного наблюдателя возникает обратная картина, а именно расстояние между волнами увеличивается, частота уменьшается, и звук воспринимается наблюдателем как более низкий. Подробнее эффект Доплера и влияющие на него параметры описаны в работе (Neuhoff & McBeath, 1996).

Особый интерес представляет эффект Доплера, возникающий в ситуации, когда источник звука движется со сверхзвуковой скоростью. Когда такой источник звука, как реактивный самолет, летит со скоростью, превышающей скорость звука, возникает гул, который слышен на достаточно большом расстоянии.

Бинауральные признаки

Хотя информация об относительном удалении источника звука может быть получена и монаурально, монауральный слух значительно снижает способность к восприятию *направления* звука, особенно если этот звук очень непродолжителен или слаб. Для неподвижного наблюдателя, воспринимающего звук только одним ухом, положение его источника в разных точках пространства равновероятно. Но если звук повторяется или звучит достаточно долго, наблюдатель, воспринимающий его одним ухом, может локализовать его источник с помощью движений головы. Поворачивая голову в ту сторону, откуда раздается звук, и в противоположную сторону, слушатель получает определенный паттерн изменений громкости, который помогает определить местоположение источника звука. Иными словами, когда единственное функционирующее ухо приближается к источнику звука, последний кажется громче, когда же ухо удаляется от него, звук кажется слаблее.

Наиболее эффективная и надежная локализация источника звука требует стимуляции обоих ушей и определяется **бинауральными признаками**. Речь идет об использовании аудиальной системой физического различия в стимуляции, возникающего благодаря тому, что уши находятся в разных точках пространства. По сути, это можно назвать сравнением звуков, получаемых от одного источника и стимулирующих оба уха.

Различие во времени. Информации, получаемой слушателем в результате бинауральной стимуляции, присущи некоторые признаки, благоприятствующие локализации звука. Один из этих признаков, называемый **интерауральным различием во времени**, — небольшая разница во времени, возникающая вследствие того, что звук, особенно такой резкий, как щелчок, достигает одного уха раньше, чем другого. Иными словами, этим термином обозначается разница во времени поступления звука в левое и правое ухо слушателя.

Как следует из рис. 14.2, любой звук, издаваемый источником звука *B*, равноудален от обоих ушей слушателя, вследствие чего одинаково воздействует на них, и интерауральное различие во времени равно нулю. (Подобная стимуляция называется *дихотической*.) В отличие от звуков, издаваемых источником *B*, звуки, издаваемые латерально смещенным источником *A*, чтобы достичь правого уха, должны проделать более длинный путь, нежели тот, который отделяет их от левого уха. Следовательно, звуковые волны достигнут правого уха несколько позднее, чем левого. Общий принцип дихотической стимуляции таков: источник звука, расстояние от которого до одного уха меньше, чем до второго, посылает звуковые волны,

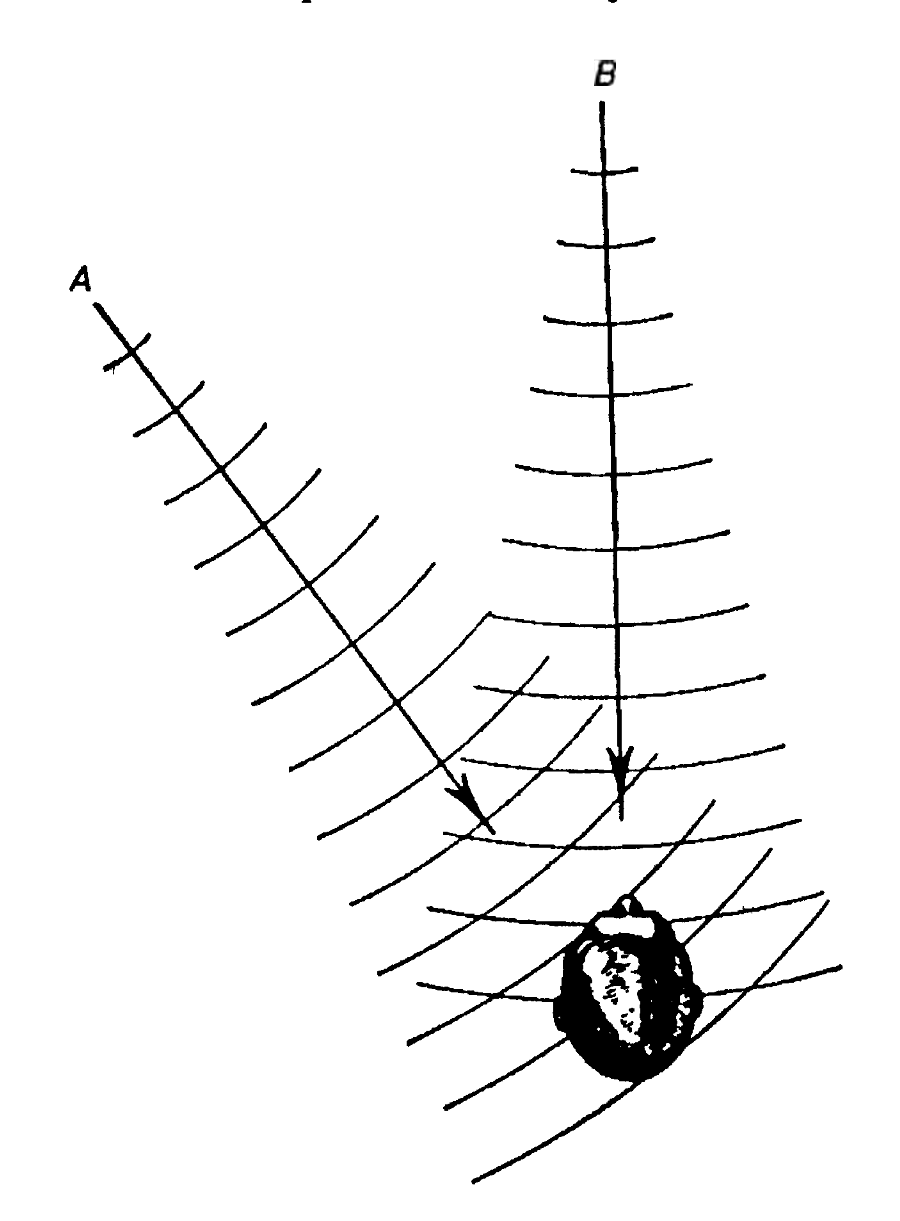


Рис. 14.2. Бинауральные признаки локализации звука

Звуковые волны, посылаемые источником звука *B*, расположенным прямо перед слушателем, одинаково стимулируют и правое и левое ухо. Звуковые волны, посылаемые источником *A*, достигают левого уха раньше, чем правого, и воспринимаются им как несколько более интенсивные, поскольку правое ухо слегка «экранировано» головой

которые достигают более близко расположенного уха раньше, чем более удаленного. Различие между временем прихода звука в левое и правое ухо может быть ничтожно мало, но его, как правило, достаточно для локализации звучащего объекта (Wallach, Newman & Rosenzweig, 1949).

Различия во времени поступления звука в левое и в правое ухо, равного всего 0,0001 с или менее, достаточно для того, чтобы оно (при одинаковой интенсивности звуков) могло стать признаком для пространственной локализации звука. В основе этого явления, скорее всего, лежит нервный механизм[1], поскольку это различие во времени слишком мало для того, чтобы два индивидуальных звука были сознательно восприняты как два разных стимула (Rosenzweig, 1961).

Серия экспериментов, проведенных Розенцвейгом (Rosenzweig, 1951, 1954, 1961; см. также Yin et al., 1984), подтверждает предположение о том, что локализация звука на основании интераурального различия во времени имеет нервную основу. Используя в качестве подопытных животных кошек (под анестезией), он показал, что незначительного интераурального различия во времени достаточно для того, чтобы различие между нервными реакциями правого и левого полушарий мозга было достаточно надежным. В качестве источников независимых звуковых сигналов использовались наушники, которые надевали на оба уха подопытного животного. Тончайшие электроды, введенные в слуховую кору, регистрировали нейронный эффект звуковых стимулов. Несмотря на то что электрические сигналы возникали в обоих полушариях, когда стимулировалось только правое ухо, нейронная реакция левого полушария была значительно сильнее. Когда стимулировались оба уха и межстимульный интервал (время между двумя стимулами-щелчками) был мал, результирующая нервная реакция слуховой коры напоминала реакцию на единичный стимул. Так, когда интервал между щелчками, стимулировавшими левое и правое ухо, был равен 0, 0002 с, амплитуда кортикальной реакции на первую стимуляцию была несколько больше амплитуды реакции на вторую стимуляцию. Как уже отмечалось выше, объяснение этого явления заключается в том, что каждое ухо в большей степени связано с противоположным полушарием головного мозга. Следовательно, если звук сначала стимулирует левое ухо, а потом — правое, он вызывает бóльшую нейронную активность в правом полушарии (и, как свидетельствуют результаты экспериментов, частично тормозит нейронную реакцию на стимуляцию правого уха). Таким образом, паттерн нейронной активности отражает временнóе различие стимуляций.

И наконец, результаты некоторых исследований позволяют предположить, что локализация звука основана на временнóм паттерне возникновения потенциалов действия особых нейронов слуховой коры. Изучена активность нескольких «кодирующих локализацию» нейронов слуховой коры кошек (под анестезией) в то время, когда источник звука двигался над их головами, описывая окружность (Middlebrooks et al., 1994). По данным авторов этой работы, паттерн возникновения потенциалов действия в отдельных нейронах зависел от местоположения источ-

[1] В данном контексте и далее под термином «нервный» подразумевается механизм, относящийся к нервной системе. — *Примеч. науч. ред.*

ника звука. Иными словами, можно предположить, что определенные кортикальные нейроны с помощью временны́х паттернов возникновения потенциалов действия кодируют информацию об определенных пространственных направлениях и локализациях, создавая тем самым своего рода карту пространственного слуха.

Хотя эти результаты еще и не позволяют сделать окончательного вывода, они, без сомнения, подчеркивают роль времени прибытия звука в нейронных процессах, лежащих в основе его локализации. Поскольку звуки возникают не только в пространстве, но и во времени, есть все основания предполагать, что аудиальная система каким-то образом «умеет» использовать временно́й код для их локализации. С этим явлением непосредственно связан эффект предшествования, к описанию которого мы переходим.

Эффект предшествования. В обычных условиях звук от стационарного источника достигает ушей разными путями (рис. 14.3). Некоторые звуковые волны воздействуют на слушателя непосредственно по выходе из источника звука, однако многие волны достигают ушей только после отражения от поверхностей и объектов, находящихся в непосредственной близости от звучащего объекта. Несмотря на многочисленные отражения (или эхо), создаваемые единичной волной, как правило, слышен только *один звук*, локализация которого основана преимущественно на *первом* воспринятом звуке. Если отражающие поверхности находятся не настолько далеко от нас, что требуется относительно продолжительное время (около 35 мс или более) для того, чтобы эхо достигло наших ушей, мы вообще не слышим его. Тенденция слышать только единичный звук, локализация которого определяется преимущественно временем прибытия первого звука, называется **эффектом предшествования**.

Эта демонстрация эффекта предшествования подчеркивает одно важное обстоятельство, а именно то, что аудиальная система придает большее значение первому звуку и проявляет тенденцию к подавлению звуков, прибывших позднее, в резуль-

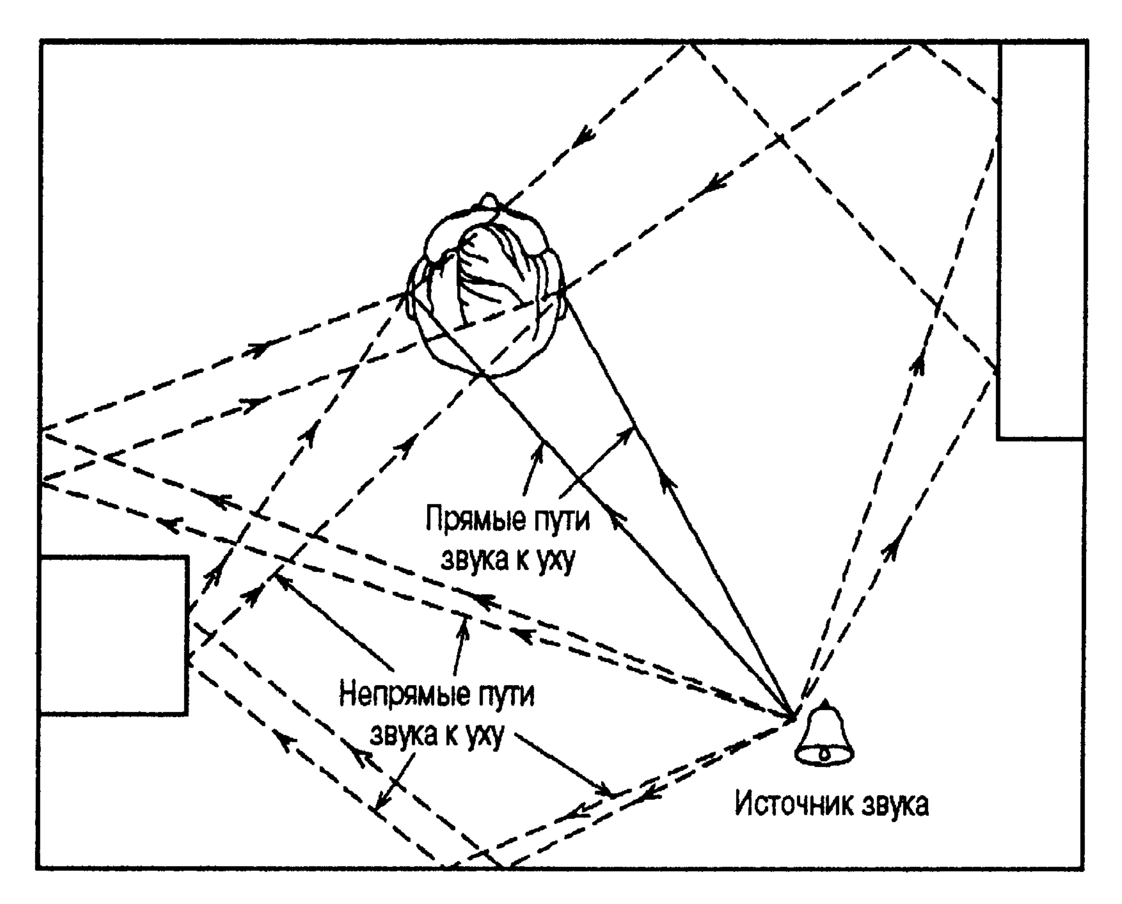


Рис. 14.3. Схематическое изображение путей звуков, создаваемых единичным источником звука

тате чего обычно воспринимается только один звук, пришедший из данной точки пространства (Pickles, 1988; Wallach et al., 1949). Нас окружает огромное количество отражающих поверхностей и отраженных звуков, поэтому первые звуки, услышанные наблюдателем, несут в себе наиболее точную информацию о локализации их источника. Звуковые волны последующих звуков, как правило, создают превратное представление о локализации, поскольку образовались в результате отражения первых волн от различных объектов. (Кстати, именно благодаря быстрым отражениям звука ваше собственное пение гораздо лучше звучит в ванной комнате или в душевой, чем в помещении большего размера, обладающем бóльшим звукопоглощением. Кафель, которым выложены стены ванной комнаты, скорее отражает звуки, нежели поглощает их, благодаря чему создается иллюзия более богатого и насыщенного голоса.)

Экспериментальное подтверждение

Эффект предшествования

Эффект предшествования легко продемонстрировать с помощью двух громкоговорителей домашней стереосистемы, настроенной на монауральное восприятие, т. е. таким образом, что оба громкоговорителя становятся источниками идентичной акустической стимуляции. (Восприятие стереофонического звука описано ниже.) Если оба громкоговорителя находятся на равном расстоянии от вас, то вы одновременно слышете звуки, исходящие от обоих. Но стоит вам сдвинуться вправо или влево, как вам покажется, что работает только один из них, т. е. что единственный источник звука – тот громкоговоритель, который ближе к вам. Возможно, звук, доходящий до вас из более удаленного громкоговорителя, запаздывает всего на несколько миллисекунд по сравнению со звуком, доходящим из того громкоговорителя, который находится ближе, однако этого незначительного различия достаточно для его подавления, по крайней мере в том, что касается его кажущейся локализации. Не исключено, что вы даже захотите проверить, работает более удаленный громкоговоритель или нет. Звук из более удаленного громкоговорителя, хотя он и кажется неслышным, на самом деле влияет на качество звука, исходящего из того громкоговорителя, который ближе к вам. В том, что это действительно так, вы убедитесь, если более удаленный громкоговоритель внезапно отключится: звук из громкоговорителя, расположенного ближе, покажется вам более тихим и менее «экспансивным».

Мы живем в обстановке, перенасыщенной всевозможными акустическими стимулами, и без эффекта предшествования восприятие даже самых обычных звуков было бы затруднительно, а правильная их локализация была бы невозможна (Dreen, 1976). Именно поэтому нет ничего удивительного в том, что эффекту предшествования подвержены многие биологические виды, включая и насекомых (Wyttenbach & Hoy, 1993).

Различие фаз. При определенных условиях, особенно когда речь идет о низкочастотных звуках, локализации источника звука может способствовать определение фазовой разности между звуками, достигающими правого и левого уха. Длина низкочастотных волн превышает диаметр головы. Огибая голову, такие волны могут разойтись по фазе (см. главу 12). А это значит, что звуковые волны, стимулирующие правое и левое ухо, могут находиться в разных стадиях цикла компрессия–разрежение; и в некоторых случаях это расхождение по фазе может сыграть роль

признака локализации звука. Но при локализации звуков, частота которых превышает 1000 Гц, расхождение по фазе значения не имеет (Oster, 1973).

Различие в интенсивности. Следующий бинауральный признак, называемый **интерауральным различием в интенсивности**, отражает различие в интенсивности стимуляции правого и левого уха Преодолевая разные расстояния до левого и правого уха, звук не только первым стимулирует то ухо, которое находится ближе к его источнику, но и стимулирует его несколько более интенсивно. Причина этого явления преимущественно заключается в том, что голова играет роль некоего препятствия, мешающего продвижению звуковой волны к более удаленному уху. Как следует из рис. 14.2, голова «экранирует звук», и ухо, находящееся на противоположной источнику звука стороне, оказывается в ее «тени». Следовательно, звуковые волны, которым, чтобы достичь его, нужно обогнуть голову, теряют часть своей энергии и приходят к нему менее интенсивными, чем волны, стимулирующие ухо, находящееся на той же стороне, что и источник звука.

Чтобы объекты могли оказать экранирующее влияние на звуковую волну, они должны превосходить ее по своим пропорциям. А это значит, что длинные низкочастотные волны способны преодолеть экранирующее влияние головы. Поэтому влияние экранирующего эффекта головы на интерауральные различия интенсивности возрастает по мере возрастания волновой частоты (т. е. по мере уменьшения длины волны). Известно, что различия в интенсивностях звуковых волн с частотой ниже 1000 Гц, исходящих от удаленных источников и стимулирующих правое и левое ухо, ничтожно малы (Kinsler & Frey, 1962). В подобных ситуациях локализация звуков базируется почти исключительно на интерауральном различии во времени.

Изложенное выше свидетельствует о том, что в основе локализации звуков, по крайней мере чистых тонов, лежат два различных механизма: локализация низкочастотных звуков базируется на интерауральном различии во времени, а локализация высокочастотных звуков — на интерауральном различии в интенсивности. Однако высокочастотные *сложные* звуки, содержащие различные гармоники, также могут быть локализованы на основании интераурального различия во времени.

В реальных условиях низкочастотные и высокочастотные сложные звуки, как правило, возникают одновременно, а это значит, что в большинстве житейских ситуаций успешная пространственная локализация звуков, скорее всего, зависит от обоих механизмов — и от интераурального различия во времени, и от интераурального различия в интенсивности (Hafter et al , 1990). Но хотя локализация звука действительно основана на восприятии интерауральных различий во времени и интенсивности, слушатель на практике не ощущает ни того, ни другого. Иными словами, он не осознает их существования, а слышит слитные звуки, возникающие в определенных точках пространства Значит, в основе локализации звука лежит скорее последовательность нейронных процессов, чем сознательная оценка интенсивности акустических сигналов и времени их прибытия отдельно в правое и левое ухо.

Интерауральное различие в интенсивности и симуляция глухоты. Когда оба уха стимулируются одновременно одним тоном, но стимуляция одного уха более интенсивна, чем стимуляция другого, слушателю кажется, что звук приходит со

стороны того уха, которое стимулируется сильнее. Наблюдаемое явление аналогично эффекту предшествования: тон стимулирует только то ухо, которое получает более интенсивный сигнал. Однако более слабый сигнал, хотя он и не слышен, вносит свою лепту в громкость более интенсивного тона, и если его подачу внезапно прервать, громкость более интенсивного тона уменьшится.

Экспериментальное подтверждение

Интерауральное различие в интенсивности и локализация

Роль интерaурального различия в интенсивности в локализации звука можно легко продемонстрировать с помощью домашней стереосистемы, настроенной на монауральное восприятие. Надев наушники, установите ручку «баланс» (она модулирует интенсивность звука индивидуально в правом и левом наушнике) так, чтобы вам казалось, что звук идет только из одного наушника. Прислушившись к звукам, исходящим из каждого наушника, вы убедитесь в том, что из настроенного на меньшую громкость наушника звук действительно идет. Вы просто не слышите его, потому что второе ухо стимулируется интенсивнее.

Теперь, познакомившись с этим экспериментом, вы лучше поймете исторический анекдот, связанный с локализацией звука. По данным Розенцвейга (Rosenzweig, 1961), в начале XX в. немецкий физик Стингер разработал клинический тест, позволяющий разоблачать тех, кто симулирует глухоту на одно ухо. Тест, который применяется и по сей день, основан на том, что изложено выше и описано в экспериментальном подтверждении. Например, человек, утверждающий, что он глух на левое ухо, подтверждает, что слышит звук, поданнный через наушник на правое ухо. Что произойдет, если *одновременно* с этим звуком подать *более интенсивный* звук на левый наушник? В соответствии с тем, что изложено выше в тексте и в экспериментальном подтверждении, слушателю с нормальным слухом будет казаться, что работает только *левый* наушник, а человек, который действительно глух на левое ухо, будет слышать *только* менее интенсивный звук из правого наушника. В отличие от них симулянт (у которого совершенно нормальный слух, вследствие чего он слышит только звук, идущий из левого наушника), будет утверждать, что *ничего не слышит,* хотя на его правое ухо, на которое он вроде бы не жалуется, подается вполне слышимый звук, и таким образом разоблачит себя! Согласно Розенцвейгу, «эффективность этого теста делает совершенно очевидным, что слушатель [с нормальным слухом] слышит только один локализованный звук и не сравнивает отдельные ощущения, возникающие при стимуляции обоих ушей» (Rozenzweig, 1961, p. 132).

Стереофонический эффект. В типичной ситуации бинаурального звуковосприятия и левое, и правое ухо стимулируются сигналами, источники которых расположены на разном удалении от них, вследствие чего сами сигналы незначительно отличаются друг от друга по времени прибытия и интенсивности. Следовательно, чтобы записать акустическую картину, точно воспроизводящую активное *бинауральное звуковосприятие*, нужно иметь два разных микрофона и поместить их как можно ближе к слуховому каналу каждого уха. Записанные таким образом звуки сохраняют все обычно слышимые бинауральные различия (включая и те, что являются следствием влияния ушной раковины, о которой будет рассказано ниже).

Когда две не зависимые друг от друга записи воспроизводятся с помощью специальной аппаратуры через стереонаушники, они в точности воспроизводят исходную акустическую картину.

Стереофоническое звуковосприятие, представляющее собой уникальное аудиальное явление, возможно только в том случае, когда стереофонические записи воспроизводятся на специальной аппаратуре, имеющей два не зависимых друг от друга звуковоспроизводящих канала (наушника), с помощью которых уши стимулируются сигналами, несколько отличными друг от друга. Однако современная «коммерческая» стереофония базируется не столько на воспроизведении бинауральных различий, сколько на смешении разных звуковых сигналов в студии звукозаписи. Современная стереофония основана на записи звуков, улавливаемых несколькими микрофонами. Инженеры-акустики, специализирующиеся в области стереофонии, избирательно распределяют звуки, записанные с помощью нескольких микрофонов, на два канала, в результате чего при воспроизведении звукозаписи левое и правое ухо стимулируются по-разному и возникает стереоэффект. Более того, стереостимуляция создается почти исключительно за счет различия в интенсивности в двух каналах, различие во времени играет значительно меньшую роль (Moore, 1989).

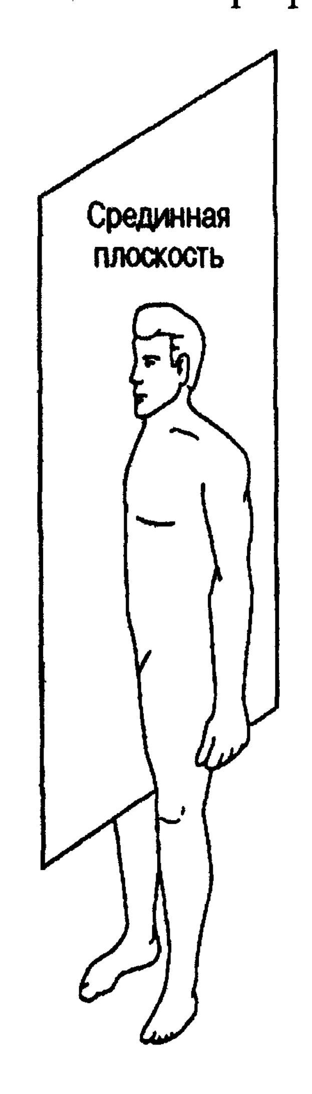


Рис. 14.4. Срединная плоскость неподвижного слушателя

Любой звук, возникающий на срединной плоскости находящегося в покое слушателя, всегда равноудален от обоих ушей. А это значит, что локализация звука невозможна, ибо нет ни интераурального различия, ни различия в интенсивности

Сейчас читателю уже понятно, что если звуки приходят только по одному каналу или если один канал настроен на бóльшую интенсивность, чем второй, то для слушателя источник звуков будет локализован в направлении этого канала. Само собой разумеется, что при равной интенсивности звуков они будут восприниматься так, словно их источник равноудален от обоих каналов.

Движения головы. Основываясь на интерауральных различиях во времени прибытия звуков и в их интенсивности, индивидуумы с бинауральным слухом способны локализовать источники звуков, расположенные горизонтально. Но вертикальная локализация звуков (т. е. локализация звучащих объектов, расположенных над наблюдателем или под ним) создает проблемы, поскольку стимуляция звуками, раздающимися сверху или снизу, может иметь одинаковые интерауральные различия во времени прибытия и интенсивности. Более того, если источник звука располагается на *срединной плоскости* (воображаемой вертикальной плоскости, которая проходит через голову и делит туловище пополам), неподвижный слушатель вообще не может правильно локализовать его. Как следует из рис. 14.4, причина затруднений с локализацией звучащих объектов заключается в том, что в какой бы точке срединной плоскости они ни находились, они всегда равноудалены от обоих ушей, т. е. оба уха всегда стимулируются одновременно и интенсивность стиму-

ляции одинакова, что аналогично ситуации, представленной на рис. 14.2, *В*. Следовательно, звучащие объекты, попадающие на срединную плоскость слушателя, генерируют нулевые интерауральные различия во времени прибытия и интенсивности.

Эта проблема решается с помощью движений головы, которые создают интерауральные различия во времени прибытия и интенсивности. Так, если слушатель повернет голову налево, его левое ухо воспримет звук, источник которого расположен прямо за его спиной, быстрее и как более громкий, чем правое ухо. Аналогичным образом, поднимая или опуская голову, слушатель может локализовать вертикальные источники звуков. Вообще любое движение тела, создающее различие в стимуляции левого и правого уха, непосредственно отражающее положение источника звука, может помочь слушателю в локализации последнего.

Ушная раковина и локализация

Сложная поверхность, создаваемая складками и хрящевыми тканями **ушной раковины** (мясистого наружного выступа, располагающегося на голове сбоку, являющегося структурным элементом наружного уха большинства млекопитающих и описанного в главе 12), по-разному модифицирует и отражает звуки разных частот (и прежде всего — высокочастотные), направляющиеся в наружный слуховой проход. Наряду с движениями головы, влияние, оказываемое ушной раковиной на распределение звуковых волн, также может быть источником как монауральных признаков локализации звука (Batteau, 1967; Butler, 1987), так и бинауральных (Butler & Humanski, 1992; Oldfield & Parker, 1986). А это значит, что большие уши (и большие ушные раковины) не только повод для насмешек, но еще и более эффективное средство локализации звуков, нежели маленькие.

Экспериментальное подтверждение

Роль ушной раковины в звуковосприятии

Вы сами на собственном опыте легко можете убедиться в том, что благодаря ушной раковине возникают различные звуковые паттерны. Слушая собеседника, с помощью больших и указательных пальцев направьте свои ушные раковины в его сторону. В результате они начнут улавливать больше звуковых волн и возрастет количество звуков, отраженных от их поверхностей. Голос собеседника станет глубже, или более наполненным, и более громким. Теперь прижмите ушные раковины к голове – при этом вы «отодвигаете» их от собеседника, и количество улавливаемых ими звуковых волн, как и количество отраженных ими звуков, уменьшается. При этом голос собеседника начинает звучать слабее и кажется вам несколько более высоким.

В процессе звуковосприятия складки, углубления и изгибы ушной раковины играют роль небольших отражающих поверхностей, создающих для источников сложных звуков, которые находятся на разном направлении от слушателя, различные паттерны интерференции отраженных звуковых волн. В результате звуки, возникающие перед слушателем или над ним, могут восприниматься им иначе, чем звуки, источники которых находятся позади него или под ним. Авторы одного исследования лишили ушные раковины испытуемых способности отражать звуки,

заполнив их складки и углубления специальными пробками, изготовленными из формуемого полимерного материала, в результате чего точность локализации звуков испытуемыми значительно снизилась (Gardner & Gardner, 1973). Интересно отметить, однако, что с течением времени, благодаря приобретаемому опыту и надлежащей обратной связи, способность к локализации звуков, вначале существенно понизившаяся, восстанавливается, несмотря на неудаленные полимерные «пробки» (Hofman et al., 1998).

Локализация звука без ушной раковины. Все вышеизложенное преимущественно относится к биологическим видам, имеющим ушные раковины и симметрично расположенные уши. Однако амбарные совы, как и большинство птиц, не имеют ушных раковин. Вместо ушных раковин у них кожные складки, окаймленные перьями и называемые «гребнями», которые прикрывают вход в наружный слуховой проход. Кроме того, уши амбарной совы расположены несимметрично: правое ухо и вход в правый наружный слуховой проход немного приподняты вверх, а левое ухо и вход в левый наружный слуховой проход слегка опущены вниз, что помогает птицам при локализации вертикальных и горизонтальных звучащих объектов, особенно источников высокочастотных звуков (Knudsen, 1981; Cohen & Knudsen, 1999). Следовательно, звук, источник которого расположен на срединной плоскости амбарной совы — ночной птицы, обладающей исключительными охотничьими навыками, — вначале достигает одного ее уха, в то время как у большинства позвоночных звуки от подобных источников достигают обоих ушей одновременно. У нас есть все основания для того, чтобы утверждать: структурная асимметрия ушей амбарной совы является адаптивной особенностью ночного охотника. Как правило, амбарная сова охотится ночью и слету (обычно на мелких грызунов и насекомых) и должна определять местоположение своей жертвы, ориентируясь главным образом на слабые, едва различимые звуки.

Эхолокация

Природная среда обитания многих позвоночных, включая летучих мышей, дельфинов, китов и, возможно, некоторых мелких грызунов, требует от них активности в таких ситуациях, при которых зрение мало чем может помочь им либо вовсе бесполезно. Например, летучие мыши — единственные летающие млекопитающие — активны по ночам и в темноте. Точно так же и морские млекопитающие: дельфины и киты способны перемещаться на такой глубине, куда свет практически не доходит. Благодаря необходимости эффективно прокладывать себе путь в подобных условиях у этих животных развилась способность к восприятию эха их собственных звуков, возникающего при отражении последних от окружающих объектов. Улавливая эти отраженные звуки, животные без помощи зрения на расстоянии получают точную и почти мгновенную информацию об удаленности и направлении движения различных объектов, а возможно, и о скорости их перемещения, траектории, размере, форме, текстуре и принадлежности к определенному виду (Norris, 1991). Использование организмом акустического сигнала, возникшего в результате отражения генерированного им звука, для получения подобной биологически релевантной информации называется **эхолокацией**.

Объектом изучения большинства исследователей эхолокации стали летучие мыши, основной сенсорной модальностью которых является слух. В настоящее время на Земле живет около 600 видов этих млекопитающих, и преследование всеми этими видами своей добычи основано на эхолокации (Simmons, Fenton & O'Farrell, 1979). Совершая ночные полеты, летучие мыши избегают столкновений с препятствиями, которые не толще человеческого волоса и не длиннее 0,1 дюйма (около 25 мм), а также локализуют свою добычу и нападают на нее с почти безупречной точностью даже тогда, когда и они сами, и их жертвы летят сравнительно быстро. Летучие мыши совершают все эти «подвиги» благодаря тому, что генерируют упругие *ультразвуковые импульсы* — звуковые волны, крики и чириканье, частоты которых лежат за пределами человеческого слуха и нередко превышают 100 кГц, а также воспринимают звуки, возникающие в результате отражения этих импульсов от окружающих объектов (рис. 14.5).

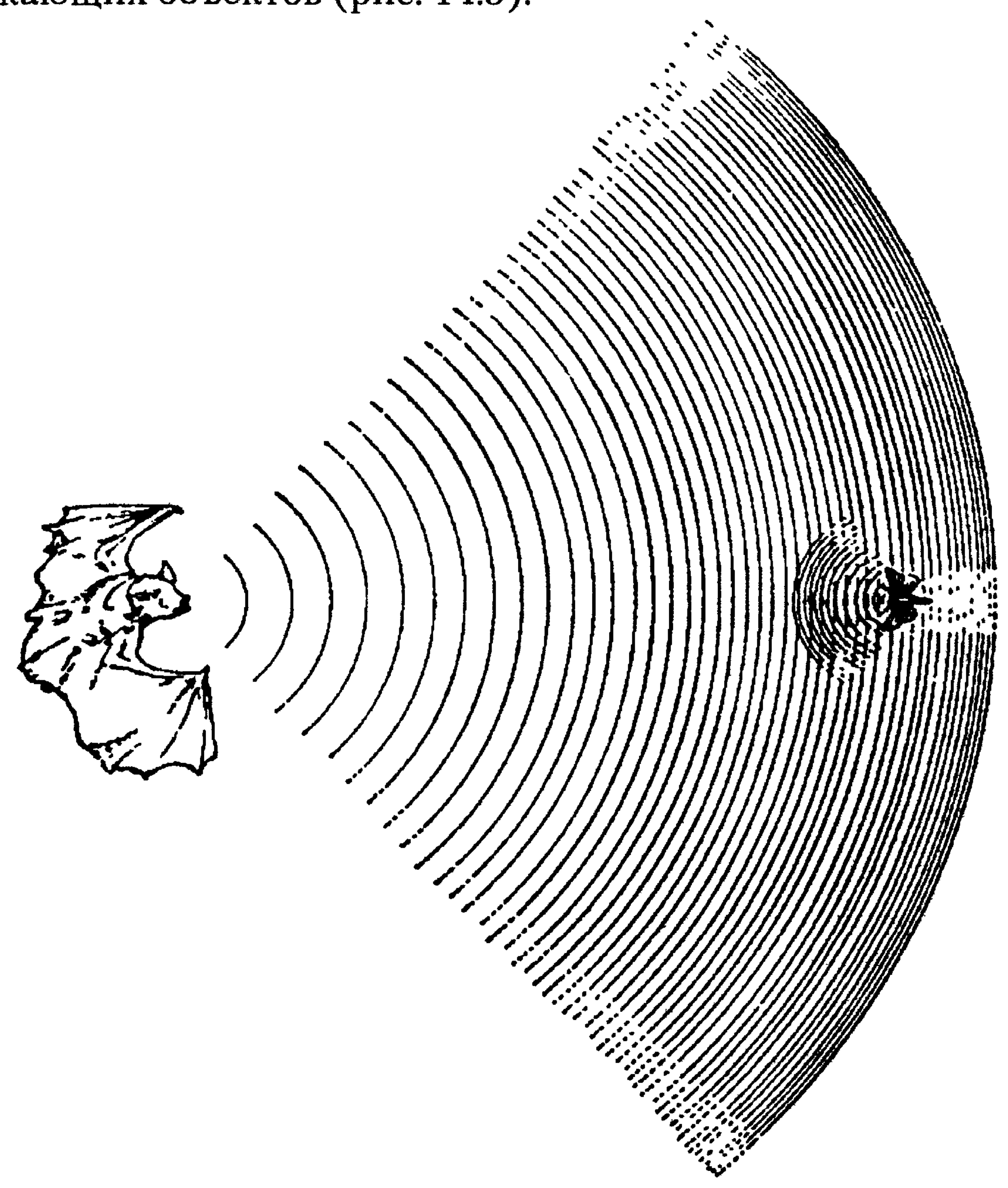


Рис. 14.5. Летучая мышь и схематическое изображение генерируемого ею ультразвукового импульса

Концентрически расположенные дуги – индивидуальные звуковые волны, входящие в состав единичного импульса. Частота и длина звуковых волн, образующих один импульс, могут быть разными. Рисунок, который по свидетельству его автора выполнен с сохранением масштаба, дает представление о том, сколь незначительно количество звуковой энергии, отражаемой одним насекомым. Для некоторых видов летучих мышей, например для коричневой летучей мыши, распространенной на северо-востоке, эффективное эхолокационное расстояние может достигать 20 футов (около 7 м). (*Источник*: D. R. Griffin. *Echoes of bats and man*. Garden City, N. Y.: Anchor Books/Double-day:1959, p. 86)

Генерирование и восприятие ультразвука летучими мышами обясняют их способность избегать столкновений с препятствиями, а также идентифицировать и преследовать свои жертвы. Эта особенность — следствие некоторых факторов, определяющих распространение звуковых волн, в частности того, что высокочастотные звуки при отражении рассеиваются в меньшей степени, чем низкочастотные. Более важно, однако, то, что отражение звука зависит от соотношения между длиной отражающейся звуковой волны и величиной того объекта, от которого она отражается. Чтобы, отразившись от объекта, вернуться к своему «источнику» с полезной для него информацией, звуковая волна должна иметь длину, меньшую, чем объект, в противном случае она обогнет его. Что касается летучих мышей, то их любимое лакомство — моль, всевозможные жуки и комары, так что использование высокочастотных (т. е. коротковолновых) звуков для них жизненно важно. Это же обстоятельство подчеркивает и значимость для летучих мышей чрезвычайно высокого верхнего предела их слуха.

Эхолокация предполагает оценку вернувшегося отраженного звука (эха). Некоторые летучие мыши вылавливают свои жертвы, издавая очень короткие чириканья, или импульсы, частота которых быстро изменяется. Этот тип звуковой эмиссии, называемой *частотно модулированной* (ЧМ), представляет собой очень сложное явление (с точки зрения определения величин входящих в ее состав частот). Когда возникает импульс, частота которого изменяется во времени, звуки, отраженные от объектов, находящихся на разных расстояниях от источника импульса, возвращаются в разное время, вследствие чего воспринимаются как звуки разной частоты. (Генерируемые частоты, как и временны́е паттерны эмиссий, у летучих мышей различных видов различны.) Если же частотно модулированное возвращающееся эхо сначала достигает одного уха, а затем другого, оно каждым ухом воспринимается с разной частотой.

Анатомия летучей мыши, как и ее аудиальная система, в высшей степени адаптированы к аудиальной локализации. Органы, благодаря которым летучая мышь оказывается способной к эхолокации и которые нередко воспринимаются людьми как пугающие аномалии (речь идет об ушах и особенно о морде летучей мыши), занимают бо́льшую часть туловища этого небольшого млекопитающего. Восприятию летучей мышью высокочастотных звуков способствуют структурные анатомические особенности ее аудиальной и вокальной систем. Например, область улитки, примыкающая к среднему уху и участвующая в восприятии высоких частот, у летучих мышей необычно большая по размеру. Более того, голосовые структуры летучей мыши исключительно хорошо приспособлены для генерирования ультразвуковых импульсов (Griffin, 1958, 1959), а экстраординарный слух — к восприятию чрезвычайно слабых отраженных звуков.

Хотя в ходе эволюции у разных видов летучих мышей сформировались разные эхолокационные механизмы, общий принцип их действия таков: генерирование коротких ультразвуковых чириканий, или импульсов, и их сравнение уникальной аудиальной системой летучей мыши с возвращающимися отраженными звуками. Это сравнение предполагает оценку временны́х и частотных различий между генерированным импульсом и вернувшимся эхом, а также оценку различий их интенсивности. Во многих отношениях общий принцип подобного механизма эхолока-

ции идентичен принципу действия **сонара** — прибора, используемого для звуковой навигации в воде (название образовано из первых слогов английских слов «звук», «навигация» и «ранжирование»).

Нейроны, настроенные на восприятие временно́го интервала между импульсом и отраженным звуком. Предположение о том, что способность летучих мышей к эхолокации имеет нейронную основу (Dear, Simmons & Fritz, 1993), находит подтверждение. Суть этого предположения заключается в следующем: та часть мозга летучей мыши, которая обрабатывает аудиальную информацию, образована особыми нейронами, избирательно настроенными на обработку *временно́го интервала* (или времени задержки) между генерированием летучей мышью импульса и приема ею его эха — звука, отраженного от какого-либо объекта. Авторы назвали эти нейроны **нейронами, настроенными на восприятие временно́го интервала между импульсом и отраженным звуком**. Это означает, что разные типы этих нейронов, содержащихся в мозге летучей мыши и чувствительных к фактору времени, настроены на восприятие отраженных звуков, прибывающих через определенные промежутки времени после эмиссии импульса. Иными словами, разные нейроны реагируют на разные временны́е интервалы. Так, отраженные звуки с непродолжительным временны́м интервалом (т. е. звуки, отраженные от объектов, находящихся поблизости) активируют нейроны, отличные от тех, которые активируются отраженными звуками, имеющими длительный временно́й интервал (т. е. отраженными от более удаленных объектов). Группы таких нейронов, настроенных на восприятие разных временны́х интервалов, в любой момент времени активируются одновременно, в результате чего у летучей мыши создается «акустический образ» того, что находится в пространстве в непосредственной близости от нее.

Восприятие препятствий слепыми людьми

Способностью обнаруживать близлежащие препятствия и избегать столкновений с ними обладают многие незрячие люди. Как правило, они не могут объяснить эту необычную и нередко ставящую в тупик способность, которая отличается от описанного в главе 4 «слепозрения». В результате возникло несколько теорий невизуальной локализации объектов людьми. Одна из ранних и некогда плодотворных теорий исходила из того, что у некоторых незрячих людей настолько хорошо развиты тактильные ощущения и восприятие температуры, что они способны чувствовать воздушные потоки, обтекающие объекты, которые находятся поблизости. Поскольку считалось, что тактильные и температурные ощущения воспринимаются преимущественно лицом, эта теория получила название теории «лицевого зрения» (Worshel & Dallenbach, 1947). Вторая теория, объясняющая восприятие объектов незрячими людьми, основана на аудиальных признаках в форме эха и отражений от объектов. Ниже будут описаны некоторые эксперименты, проведенные в 1940-х гг. для проверки обеих теорий.

Эхолокация у человека. В одной из работ, посвященных изучению этого феномена (Supra, Cotzin & Dallenbach, 1944), представлены результаты изучения эффективности аудиальных признаков в восприятии препятствий, полученные в ходе тестирования слепых и зрячих людей, которым завязывали глаза. Испытуемый должен был пройти по коридору, сообщить, когда ему казалось, что он приближал-

ся к стене, и подойти к ней как можно ближе, но не столкнуться с ней. Если роль аудиальных признаков была существенно снижена, т. е. если испытуемые шли в носках по толстому ковру, если они надевали наушники, усиливавшие маскирующий внешний шум, или затыкали уши, способность избегать столкновений с объектами значительно снижалась или вовсе пропадала. Плохая ориентировка в пространстве и тогда, когда потенциальная информация о воздушных потоках, омывающих голову, руки и ладони, была абсолютно доступна, свидетельствует о том, что одного лишь «лицевого зрения» недостаточно для дистанционного восприятия препятствий. Следовательно, в том, что незрячие люди способны избегать столкновений с препятствиями, решающую роль играет такой источник информации, как звук.

Дальнейшее подтверждение этот вывод получил в результате проведения необычного эксперимента, в ходе которого были исключены все сенсорные модальности, кроме одной — слуха. Испытуемых, находившихся в звуконепроницаемом помещении, просили оценить приближение *экспериментатора* к препятствию по звуку его шагов. Этот звук улавливался микрофоном, помещенным на уровне уха экспериментатора, и передавался с помощью усилителя в наушники испытуемых. Оказалось, что приближение экспериментатора к препятствию смогли зафиксировать все испытуемые. Менее эффективными испытуемые оказались при выполнении задания, когда сами приближались к препятствию. Результаты этих экспериментов свидетельствуют не только о способности незрячих людей воспринимать препятствия на основании отраженной аудиальной информации (т. е. на основании самогенерируемого эха), но также и о том, что при обнаружении препятствий аудиальная информация и необходима, и достаточна.

Использование незрячими людьми самогенерируемых отраженных звуков для получения пространственной информации не ограничивается лабораторными условиями. Когда трость слепого человека касается различных поверхностей, она извлекает из них необходимую ему пространственную информацию. Однако и сами по себе звуки, возникающие при постукивании трости и отражающиеся от расположенных поблизости поверхностей, могут сообщить незрячему человеку полезную информацию о других поверхностях и препятствиях (Farmer & Smith, 1977).

Поразительный пример использования отраженного звука в качестве источника информации о местоположении в реальных, а не в лабораторных условиях — является слепая от рождения наездница, победительница соревнований студентов колледжей. Ее способность огибать углы и вписываться в крутые повороты трассы во время соревнования основана на восприятии отраженных звуков, источниками которых являются звуки, производимые ее лошадью. Она сама написала об этом так: «Когда подковы моей лошади касаются земли, я слышу звуки, отражающиеся при этом от заграждения» (Knouse, 1988, p. 8).

Способность человека к эхолокации ставит перед нами несколько вопросов. Насколько адекватно восприятие пространства, основанное на звуковых признаках? Возможно ли восприятие различий между объектами на основании отраженных звуков? Какие аспекты отраженных звуков наиболее эффективны в локализации? В работе (Kellogg, 1962) представлены результаты исследований, в которых сравнивалось выполнение определенных заданий по пространственной локализации

слепыми и зрячими людьми с завязанными глазами. Особо следует отметить то, что испытуемым разрешалось издавать любые звуки, эхо которых помогало им в локализации. Хотя некоторые испытуемые прищелкивали языком, щелкали пальцами, издавали звуки, похожие на шипение, или свистели, качая головой, чаще всего они предпочитали собственный нормальный голос и постоянное многократное повторение одного и того же слова.

Келлогг установил, что незрячие испытуемые способны эффективно извлекать информацию об удаленности и размере с помощью самогенерируемых звуков, а результаты, достигнутые зрячими индивидуумами с завязанными глазами, скорее носят случайный характер. В отличие от зрячих индивидуумов с завязанными глазами незрячие испытуемые могли также различить акие поверхности с разными текстурами, как металл, стекло, дерево, грубая хлопчотобумажная ткань и бархат. Вывод, который может быть сделан на основании исследований Келлогга, заключается в следующем: опыт, приобретаемый незрячими людьми в использовании эха самогенерируемых звуков, не только позволяет им избегать столкновений с препятствиями, но и дает достаточно информации для того, чтобы надежно отличать одни объекты от других.

Не следует, однако, думать, что зрячие люди неспособны использовать отраженные звуки в качестве источников пространственной информации. Известно, например, что *только* по звуку, которым сопровождается падение на твердую поверхность узких деревянных досок длиной от 30 до 120 см, они достаточно точно определяют длину последних (Carello et al., 1998). По данным, опубликованным в работе (Kunkler-Peck & Turvey, 2000), зрячие индивидуумы, ориентируясь исключительно по звуку, возникавшему при ударе молотком, достаточно точно определяли, какую форму — круглую, треугольную или квадратную — имеют объекты из стали, стекла или плексигласа. И последнее. Эффективным источником пространственной информации может быть не только эхо звуков, генерируемых самим индивидуумом, но и эхо тех звуков, которые непосредственно связаны с окружающей его обстановкой. Так, изменение (увеличение) частоты звука, отраженного от емкости с водой, представляет собой информативный акустический стимул, с помощью которого как незрячие люди, так и зрячие индивидуумы с завязанными глазами могут судить о степени заполнения последней (Cabe & Pittenger, 2000).

Решающее значение в использовании отраженных звуков для локализации препятствий имеет изменение высоты эха самогенерируемых звуков со средней частотой (Cotzin & Dallenbach, 1950; Rice, 1967). В этом нет ничего удивительного, ибо чем выше частота звука, тем короче звуковая волна (см. главу 12, рис. 12.4), а коротковолновые звуки, отражаясь от различных объектов, образуют более эффективное эхо. Как уже отмечалось выше в связи с тем, что летучие мыши генерируют высокочастотные импульсы и эхо, локализация объекта лимитируется длиной волны: чтобы отраженный звук был достаточно эффективным, отражающий объект должен быть как минимум сопоставим по размеру с длиной отражающейся от него звуковой волны. Следовательно, чтобы с помощью отраженного звука можно было локализовать объект, длина отражающейся от него звуковой волны должна быть меньше, чем он сам. Однако низкочастотные обтекающие звуки, как те, что воспринимаются индивидуумом при ходьбе в замкнутом пространстве (например, при движении по коридору вдоль стены), тоже могут быть полезны для его простран-

ственной ориентации и передвижения (локомоции). Известно, что слабовидящие дети незаметно, но эффективно используют низкочастотные звуки как для пространственной навигации, так и для локализации звучащих объектов (Ashmead et al., 1998; Carlson-Smith & Wiener, 1996).

Визуальный опыт и невизуальная пространственная навигация. В пространственной локализации объектов слепыми людьми и в их ориентации в пространстве определенную роль может играть и возраст, в котором они лишились зрения. Индивидуумы, успевшие приобрести некоторый визуальный опыт, могут более успешно справляться с некоторыми задачами, требующими пространственной локализации объектов и ориентации в пространстве, чем люди, слепые от рождения или ослепшие в очень раннем детстве (Hollins & Kelley, 1988; Veraart & Wanet-Defalque, 1987). Одно из объяснений этого явления заключается в том, что благодаря раннему визуальному опыту слепой человек приобретает способность лучше понимать пространственные связи и мысленно создавать картины окружающей обстановки. В соответствии с подобной трактовкой предшестовавший слепоте визуальный опыт облегчает использование невизуальных признаков для адекватного восприятия пространства (Veraart & Wanet-Defalque, 1987).

Однако вопрос о роли предшествующего визуального опыта в умении слепых людей ориентироваться в пространстве пока что остается открытым. Из данных, представленных в работах (Loomis et al., 1993; Ashmead et al., 1998; Passini et al., 1990), следует, что некоторые слепые от рождения индивидуумы лучше, чем зрячие люди с завязанными глазами, справляются с такими задачами, требующими ориентации в пространстве, как проход туда и обратно по сложной трассе. Хотя предположение о том, что предшествующий визуальный опыт дает слепым людям некоторые преимущества в навигации, локализации и ориентации, и представляется вполне обоснованным, идентификация конкретной причины этого явления остается проблематичной (Klatsky et al., 1995).

Прежде чем перейти к рассмотрению других вопросов, мы кратко расскажем об *индивидуальной системе ориентации*, представляющей собой невизуальное навигационное вспомогательное средство.

Индивидуальная система ориентации. Многокомпонентная навигационная система, назначение которой — помочь передвигаться слепому человеку, ведущему активный образ жизни, называется **индивидуальной системой ориентации** (Golledge et al.,1991; Golledge, Loomis & Klatsky, 1994; Loomis et al., 1994). Эта система основана на использовании звука для информирования индивидуумов о том, где они находятся в данный момент, и для их ориентации относительно объектов, находящихся в непосредственной близости от них. Управляемое компьютером устройство воспринимает визуальные сигналы о расположении объектов вблизи индивидуума, преобразовывает их в направленные звуковые сигналы и направляет последние индивидууму через бинауральные наушники. Более того, эти бинауральные звуковые сигналы, поступающие от объекта, характеризуются теми же различиями во времени прибытия и интенсивности, которые были бы свойственны источнику звука, находящемуся в той же точке пространства, что и данный объект. Иными словами, звуковые сигналы, поступающие от данного объекта в левое и правое ухо индивидуума, имеют те же различия во времени прибытия и в интен-

сивности, что имели бы звуковые сигналы, которые издавал бы этот объект, если бы он действительно был звучащим объектом. В результате объекты «превращаются» в звуки, лежащие в определенной точке аудиального пространства слепого человека, что позволяет ему на основе «звуковой карты» создать «пространственную карту». В одном из вариантов этого приспособления, основанном на компьютеризованной карте местности, на которой должен перемещаться слепой человек, он действительно слышит, как объекты «идентифицируют себя» узнаваемыми звуками или даже словами («стена», «стул», «стол» и т. д.).

Станет ли какой-либо определенный вариант индивидуальной системы ориентации надежным стандартным средством увеличения подвижности незрячих людей, зависит от технологии его изготовления и результатов его испытаний. Однако сам факт создания подобной системы в любом случае является впечатляющей демонстрацией того, как базовые принципы слуха могут быть использованы для решения важной практической проблемы.

Восприятие музыки

Мы рассмотрели целый ряд психоакустических принципов, процессов и фактов, преимущественно имеющих отношение к восприятию относительно простых звуков, генерируемых в лабораторных условиях. Однако человек способен и к уникальному восприятию последовательности звуков разной частоты, интенсивности, сложности и продолжительности. Речь идет о восприятии *музыки*.

Музыка — и это необходимо подчеркнуть в самом начале — совершенно особая и сложная форма аудиальной информации. Охарактеризовать последовательность музыкальных тонов исключительно с точки зрения их физических свойств и параметров и создать представление об их сочетании как о музыке — отнюдь не одно и то же. Во-первых, мы воспринимаем музыку как нечто гораздо большее, чем ряд отдельных звуков; эти звуки психологически интегрированы и воспринимаются нами как хорошо оформленные, организованные и когерентные паттерны, в которых мы узнаем музыкальные фразы, или мелодии. Мелодический паттерн может произвести столь сильное впечатление и вызывать такое восхищение, что нередко после однократного прослушивания мы не только узнаём его, но даже можем воспроизвести его по памяти. Более того, в отличие от восприятия традиционно окружающих нас звуков восприятие музыки превращает нас в активных слушателей, оно вызывает к жизни разнообразные сложные процессы, связанные отчасти с предшествующим музыкальным опытом, личными эстетическими вкусами и ожиданиями, а также с когнитивными и эмоциональными ассоциациями (Boltz, 1993; Schmuckler, 1997).

Чем музыка отличается от набора звуков с разными физическими характеристиками? Ответ на этот вопрос лежит в организованном характере стимуляции — в связи между отдельными тонами, или в их *контексте*. Нашим целям соответствует определение музыки как последовательности *взаимосвязанных* тонов, образующих когерентный, ритмичный паттерн — *мелодию*. Иными словами, музыка — это организованное особым образом воздействие на психику человека, являющееся результатом контекста, в котором возникают отдельные звуки.

Параметры музыки

Исчерпывающее понимание восприятия музыки требует обсуждения многих технических деталей, доступных только специалистам. Однако мы можем, воспользовавшись уже имеющимися знаниями по психоакустике, охарактеризовать связь между некоторыми основополагающими психологическими явлениями музыки и физическими свойствами музыкальных тонов, или нот, способствующих восприятию этих явлений как музыки. Начнем же мы с описания некоторых базовых взаимосвязей между музыкальными звуками, которые благоприятствуют их уникальному восприятию в качестве музыки.

Октавы. Простая числовая связь между музыкальными звуками, на которой базируется западноевропейская звуковая система (пифагоров строй. — *Примеч. пер.*), была открыта древнегреческим математиком и философом Пифагором (472–497 гг. до н. э.). Он обратил внимание на то, что высота звука, извлекаемого из струнного музыкального инструмента, зависит от длины струны, являющейся его источником. Он также заметил, что если одна струна в два раза длиннее другой, равной ей по толщине, то частота производимого ею звука в два раза меньше частоты звука, производимого более короткой струной. В акустике единица частотного интервала, равная интервалу между двумя частотами с соотношением 2:1, называется *октавой*; о двух частотах, из которых одна в два раза более другой, также говорят, что они разделены *октавой*. Итак, интервал между любыми двумя тонами, частота одного из которых ровно в два раза больше частоты другого, называется **октавой**. Следовательно, чтобы тон стал на октаву выше, достаточно удвоить его частоту. Например, тон, частота которого равна 880 Гц (т. е. A_5 в соответствии с современным нотным письмом, описанным ниже), на одну октаву выше, чем тон с частотой, равной 440 Гц (A_4).

Нотное письмо (нотация). В западноеврпейской нотации тон обозначается буквой, определяющей его положение в данной октаве, и цифрой, указывающей, какой именно октаве он принадлежит. Так, для обозначения положения тона *внутри* октавы используются буквы C, D, E, F, G, A, D и в обратном порядке вплоть до C. Номер октавы, которой принадлежит данный тон, обозначается арабской цифрой, например C_3, D_4, E_5.

Такие тоны, как C_3 и C_4, а также C_4 и C_5, отделены друг от друга одной октавой и оказывают на слушателя весьма сходное психологическое воздействие. Так, в вышеприведенном примере, хотя тон с частотой 880 Гц (A_5) воспринимается как более высокий, он все же по своему звучанию очень похож на тон с частотой 440 Гц (A_5). Звуки, отстоящие друг от друга на расстоянии одной октавы, кажутся более похожими друг на друга, чем звуки, расстояние между которыми менее одной октавы. В качестве примера можно привести звуки с частотой 261,63 и 523, 25 Гц (т. е. звуки C_4 и C_5), отделенные друг от друга одной октавой, которые значительно больше похожи по звучанию, чем звуки с частотой 261,63 и 392 Гц (т. е звуки C_4 и G_4), расстояние между которыми значительно меньше октавы.

Эквивалентность октав, высота тона и тональный хроматизм. Отношение каждого тона данной октавы к любому другому тону данной октавы для всех октав одинаково. Это значит, что в то время, как E_4 звучит примерно так же, но несколько ниже, чем E_5, соотношение между E_4, D_4 и F_4 такое же, как между E_5, D_5 и F_5.

Перцептивное сходство тонов, отстоящих друг от друга на расстоянии октавы, например сходство E_4 с E_5, D_4 с D_5, называется **эквивалентностью октав** и подчеркивает то обстоятельство, что в музыкальном контексте тон должен оцениваться не только с точки зрения его высоты. Это можно проиллюстрировать с помощью необычной фигуры, аналогичной старомодной традиционной вывеске цирюльника — шесту, окрашенному по спирали в красный и белый цвета, превращенной в винтовую (геликоидальную) спираль (рис. 14.6). (Эта конфигурация основана на схеме, предложенной в 1846 г. М. У. Дробишем и описанной в работе Ruckmick, 1929.)

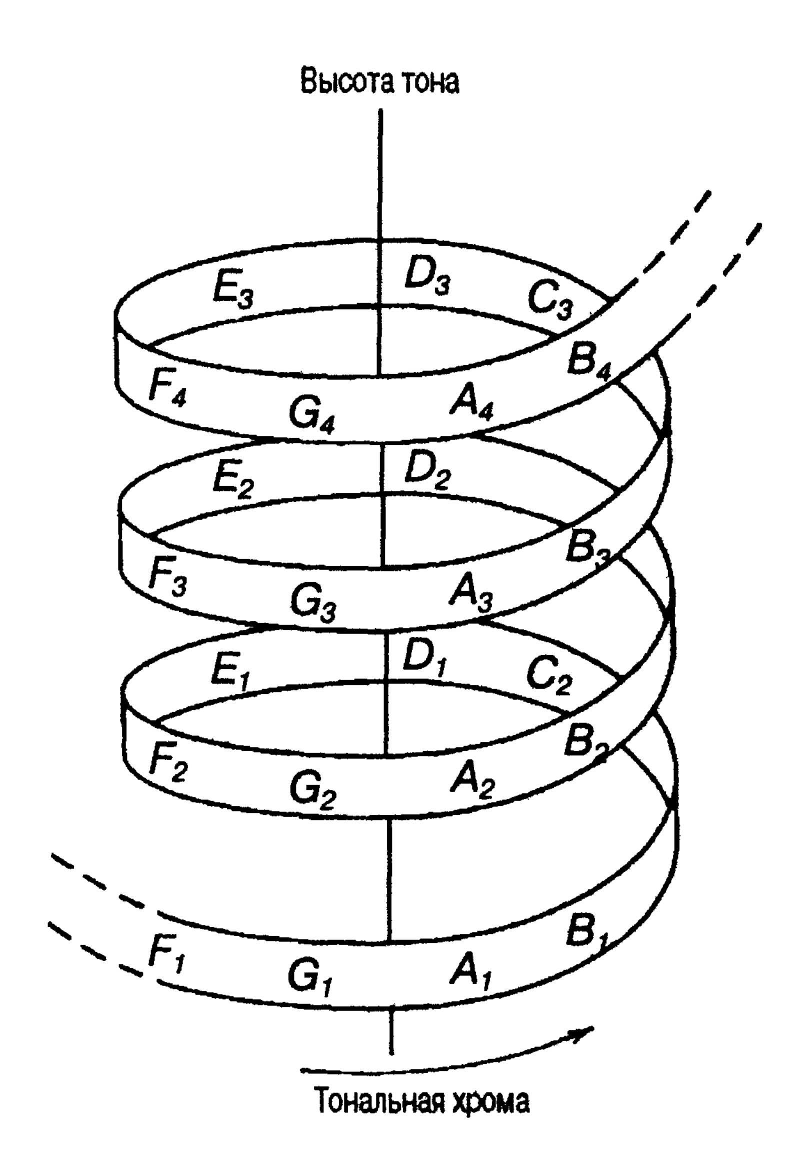


Рис. 14.6. Двухмерное представление высоты звука

Высота тона отражает результирующую высоту, которая зависит от частоты стимула, а *тональная хрома* — положение тона внутри данной октавы

Вертикальный параметр, называемый **высотой тона**, характеризует результирующую высоту звука (т. е. ощущение высоты звука) и зависит от частоты стимула. На горизонтальных плоскостях, являющихся виткам спирали, представлен параметр, называемый **тональным хроматизмом** и отражающий относительное положение данного тона внутри данной октавы. Один полный виток спирали соответствует одной октаве. Звуки, принадлежащие разным октавам и отстоящие друг от друга на расстоянии одной октавы (например, G_2, G_3 и G_4), лежат на одной оси и близко примыкают друг к другу.

С точки зрения восприятия важна не только эквивалентность октав, но и другие соотношения межу музыкальными тонами. Например, если частота одного тона в полтора раза больше частоты другого (соотношение между частотами, равное 3:2, называется *идеальной квинтой*) или если частоты двух тонов относятся, как 4:3, то при совместном звучании эти тоны консонируют в отличие от тонов, частоты которых связаны другими соотношениями (исключение составляют тоны, отношение частот которых равно 2 и которые отстоят друг от друга на расстоянии одной октавы. См. Krumhansl & Kessler, 1982).

Абсолютный, или идеальный, слух и неспособность различать звуковые тоны

Некоторые люди способны различать, идентифицировать и даже воспроизводить отдельные музыкальные тоны в отсутствие музыкального первоисточника или стандарта. Эта способность называется **абсолютным**, или **идеальным, слухом**. (Обзор литературы на эту тему см. в работе: Gregersen, 1998.) Абсолютный слух — редкость даже среди профессиональных музыкантов, и им обладает менее 1 % всего

населения (Moore, 1989), хотя среди музыкантов, начавших обучение в очень раннем детстве, люди с абсолютным слухом встречаются несколько чаще (Baharloo et al., 1998; Rauschecker, 1999; Deutsch et al., 1999). Хотя продолжительное обучение и способствует развитию абсолютного слуха, он во многом определяется генетическими факторами (Baharloo et al., 1998). Более того, с помощью ПЭТ в слуховой коре левого полушария были идентифицированы «ответственные» за него нейроны (Schlaug et al., 1995; Zatorre et al., 1994).

Поскольку едва ли все обладатели абсолютного слуха начали свое музыкальное образование очень рано (когда им не было еще и шести лет), весьма вероятно, что систематическое общение с музыкой в раннем детстве условие необходимое, но не достаточное для его развития (Baharloo et al., 1998; Miyazaki, 1988; Deutsch et al., 1999). (Кстати, хотя сам по себе ранний музыкальный опыт и не является гарантией развития абсолютного музыкального слуха, исходя из данных, представленных в работе Chan et al., 1998, можно предположить, что он улучшает вербальную память.) В этом смысле абсолютный слух — хороший пример того, как сочетание генетических и средовых факторов способствует развитию сложной перцептивной способности.

О том, что такое абсолютный слух, можно судить по историческому анекдоту, приведенному в работе Stevens & Warshofsky, 1965: гениальный композитор Вольфганг Амадей Моцарт, обладавший абсолютным слухом, в семилетнем возрасте както сказал, что его скрипка настроена на четверть тона выше, чем скрипка его друга, на которой он играл накануне!

В известном смысле противоположностью абсолютному слуху является *неспособность различать звуковые тоны* (*tone deafness*). Понятно, что сам по себе этот термин некорректен (в дословном переводе с английского *tone deafness* — «тональная глухота». — *Примеч. пер.*), ибо большинство из «тонально глухих» ничуть не хуже различают два разных по высоте тона, чем «нормальные» индивидуумы. Не исключено, что те, кого признают неспособными различать звуковые тоны, всего лишь испытывают бóльшие, чем другие люди, затруднения, когда им нужно воспроизвести или пропеть какой-то музыкальный пассаж, образованный звуками, которыми они обычно не пользуются в нормальной речи (Moore, 1989). Более того, в результате занятий музыкой и практики эти люди заметно прогрессируют, а это значит, что основной причиной неспособности различать звуковые тоны является ограниченный опыт общения с музыкальным материалом.

Музыкальная агнозия: амузия. Несмотря на то что такой диагноз, как «тональная глухота» и может быть подвергнут сомнению, известна определенная форма аудиальной *агнозии* — недуга, причина которого заключается в нарушении функции определенных участков височных долей, избирательно влияющем на восприятие музыки (Peretz et al., 1994; Peretz, 1993, 1996). Этот недуг, называемый *музыкальной агнозией*, или **амузией**, проявляется в неспособности распознавать мелодии и тональности. Однако он не влияет на восприятие иной акустической информации, такой, например, как речь и те звуки, которые постоянно сопровождают нас в повседневной жизни (Patel et al., 1998). То, что это неврологическое заболевание касается только восприятия музыки, позволяет предположить наличие в аудиальной системе определенных нейронных контуров (*neural circuits*) и кортикальных

подсистем, избирательно настроенных на обработку музыкальной информации (Peretz & Morais, 1989, 1993; Tramo et al., 1990). В пользу этого предположения свидетельствуют и результаты наблюдений над пациентами, перенесшими операции, в результате которых правое и левое полушария их мозга были отделены друг от друга и начали функционировать самостоятельно. Эти наблюдения свидетельствуют о том, что обработка информации о некоторых отличительных признаках музыки, и в первую очередь тех, которые связаны с гармонией, происходит в правом полушарии (Tramo, 1993; Tramo & Bharucha, 1991).

Трудно удержаться от соблазна высказать предположение, что амузия является поведенческим последствием неспособности извлечь из такого аудиального стимула, как музыка, целостную — в гештальтистском смысле этого слова — информацию. И мы переходим к рассмотрению роли гештальтистских факторов группирования в восприятии музыки.

Восприятие последовательности тонов разной высоты: мелодии

Гештальтистские факторы группирования. Несмотря на то что музыка — это упорядоченная согласованность тонов, следующих друг за другом во времени, как правило, мы не слышим отдельных звуков. Вместо них мы слышим образованные ими отдельные, отличные от других сочетания звуков, обладающие мелодической структурой. Складывается такое впечатление, что в основе восприятия мелодий лежат как некоторые глобальные свойства сочетания тонов, так и организационные тенденции слушателя, структурно аналогичные *гештальтистским факторам группирования*, которые характерны для визуального восприятия формы и паттерна и описаны в главе 7 (Deliege, 1987; Deutsch, 1982; Sloboda, 1985). Мы расскажем лишь о некоторых из этих базовых факторов, определяющих восприятие музыки, но и они наглядно иллюстрируют то, что слушатель находится во власти гештальтистского подхода к восприятию музыки.

Фактор близости. В соответствии с гештальтистским фактором *близости* для элементов, расположенных близко друг к другу во времени или в пространстве, характерна тенденция быть объединенными, или сгруппированными. Применительно к музыке это означает, что для звуков, быстро следующих один за другим и потому производящих впечатление близко расположенных друг к другу во времени (термин «близко» в данном случае означает, что звуки следует непосредственно один за другим), характерна тенденция быть воспринятыми как часть одной и той же музыкальной фразы (Monahan et al., 1987).

Фактор сходства. Гештальтистский фактор *сходства* тоже применим к восприятию музыки, которая по своей природе организована. Идентичные по высоте звуки воспринимаются как связанные воедино, т. е. как образующие единую перцептивную группу в определенном музыкальном контексте. Так, когда одновременно звучат несколько различных нот какого-либо короткого музыкального пассажа, слушатель склонен воспринимать звуки одинаковой высоты как единый элемент мелодии.

Фактор «общей судьбы». Когда соседствующие друг с другом звуки какой-либо музыкальной фразы объединяются таким образом, что паттерн высоты изменяется,

например, когда они вместе становятся выше или ниже или когда они вызывают изменение паттерна интенсивности (одновременно смолкают или начинают звучать), они воспринимаются как группа или как часть единой музыкальной фразы. Иными словами, если два или более компонентов сложного музыкального пассажа претерпевают одни и те же изменения в одно и то же время, они группируются и воспринимаются как единый элемент. Описанная ситуация является примером проявления гештальтистского фактора *«общей судьбы»*, который применительно к визуальному восприятию означает, что идентичные элементы, которые движутся вместе в одном направлении, воспринимаются как часть одной и той же перцептивной единицы.

Фактор замкнутости. Такие психологически связанные между собой звуки, как музыка или разговор, генерируемые постоянным источником, часто прерываются и на короткое время заглушаются, или маскируются, другими звуками. Однако даже при возникновении интенсивной помехи слушатель, как правило, продолжает слышать музыку. Например, когда мы слушаем музыку в едущем автомобиле, в нее постоянно вторгаются шум мотора и уличный шум, но мы практически не осознаем никаких «провалов» в ее звучании. Вспомните, что в главе 7 мы уже говорили о тенденции перцептивно «заполнять пробелы» и воспринимать физически неполные последовательности как продолжающиеся и что эта тенденция называется *фактором замкнутости.*

Сочетание «фигура—фон». В восприятии музыки проявляются и закономерности, свойственные восприятию сочетания «фигура—фон». Мы склонны воспринимать доминирующую компоненту музыкального пассажа как мелодию (фигура), а аккомпанемент — как фон. Более того, обычно в данный момент времени в качестве фигуры воспринимается только одна мелодия. Следовательно, слушатель проявляет тенденцию к группированию наиболее заметных нот музыкального пассажа таким образом, что они воспринимаются им как фигура, отличная от остального музыкального фона.

Константность восприятия мелодий. Мелодии, исполненные в различных музыкальных ключах, а также на другом музыкальном инструменте или даже разными голосами, сохраняют некоторые неизменные характеристики и продолжают звучать так же или очень похоже. Мелодии сохраняют свою перцептивную идентичность даже если подвергаются системным изменениям, например в тех случаях, когда сочетания нот *транспонируются* в другую тональность (т. е. смещаются вверх или вниз на октаву), благодаря чему связь между тонами разной высоты, звучащими последовательно и образующими мелодию, остается неизменной. Слушая музыку, человек обращает больше внимания на *связи* между звуками разной высоты, чем на абсолютную высоту отдельных звуков. Этим подчеркивается тот факт, что восприятие мелодий основано не на последовательном восприятии ряда отдельных звуков, а на восприятии неизменных, глобальных связей между ними. В этом смысле восприятие музыки — это определенная форма проявления *константности восприятия*, имеющая много общего с феноменом константности, свойственным визуальной системе.

К числу важных для восприятия мелодии глобальных свойств и связей относятся интервалы между отдельными звуками (*spacing*) и порядок следования

изменений высоты соседствующих друг с другом звуков — ее подъемы и падения (Boltz, 1998d). Именно этот уникальный глобальный паттерн частотных пиков и подошв, своего рода *музыкальный контур*, и характеризует мелодию (Deutsch, 1986; Dowling, 1978). На самом деле слушатель, воспринимающий мелодию, скорее всего реагирует на это ее определяющее свойство (Schmuckler, 1999). Интересно отметить следующее: результаты изучения активного восприятия музыки с использованием методов визуализации мозга свидетельсвуют о том, что характерная особенность мелодий — музыкальный контур — вызывает специфический паттерн нейронной активности, отличный от того, который соответствует восприятию немелодичной последовательности звуков (Elbert & Keil, 2000; Patel & Balaban, 2000).

Ритмическая организация. На восприятие музыки большое влияние оказывает и скорость предъявления отдельных звуков, различные временны́е зависимости между отдельными звуками, в том числе и их продолжительность. Большинство музыкальных произведений имеют присущие им временны́е свойства, например, *ритм*, от которого во многом зависит восприятие слушателем группы звуков как некой перцептивной единицы. Изменяя скорость предъявления звуков и используя *ритмическую близость* (*temporal proximity*), можно легко влиять на их перцептивное группирование. Как было сказано выше применительно к гештальтистскому фактору близости, соседствующие во времени музыкальные звуки воспринимаются как элементы одной и той же перцептивной единицы. Следовательно, ритмически подчеркивая последовательность звуков, например делая остановки между группами звуков, можно существенно влиять на их перцептивную организацию и даже на восприятие мелодии определенного музыкального отрывка (Jones, 1987). Иными словами, паузы между группами звуков могут спонтанно и существенно изменять ритмическую структуру и благодря этому влиять на восприятие отдельных музыкальных фрагментов, отличных от других фрагментов данного пассажа (Bigand, 1977), что, в свою очередь, может сказываться на восприятии всего контура и мелодии. В принципе ритмическая организация может рассматриваться как аудиальный эквивалент гештальтистского фактора группирования, основанного на близости элементов, хотя в данном случае речь идет о приложении этого фактора к временно́й близости музыкальных единиц (Monahan et al., 1987; Povel & Essens, 1985).

Цветовая синестезия и музыка

Синестезией (от греческого слова *synaisthesis* — соощущение. — *Примеч. пер.*) называется редкое явление, связанное с восприятием и заключающееся в том, что стимулирование одной сенсорной модальности вызывает не только свойственные ей ощущения, но практически одновременно стимулирует и другую, не связанную с ней сенсорную модальность. Так, вкусовые ощущения, возникающие во рту под воздействием некоторых пищевых продуктов, могут сопровождаться тактильными ощущениями за пределами полости рта, а некоторые звуки способны вызывать определенные вкусовые или цветовые ощущения (Marks, 1975, 1978).

Особая форма синестезии — это **цветовая синестезия** (называемая также *цветовым слухом*), которая проявляется в том, что звуки одновременно вызывают иаудиальное, и визуальное ощущения. Способность вызывать другие сенсорные

переживания, непосредственно не связанные со стимулируемой сенсорной модальностью, особенно свойственна звукам музыки, причем женщины более склонны к ним, чем мужчины.

Несмотря на значительные индивидуальные различия, для связи звук—цвет характерны некоторые общие закономерности и тенденции. Большинство индивидуумов, обладающих цветовым слухом, ассоциируют яркие цветовые тона с очень высокими звуками, а темные цветовые тона — с низкими звуками (Marks, 1978). Классический пример такого восприятия описан в одной из работ: женщина, исполнитель и композитор, и в 23 года, и в 30 лет одинаково реагировала на восприятие высоких и низких звуков — первые ассоциировались у нее со светлыми цветовыми тонами, а вторые — с темными (Langfeld, 1914). Более того, на протяжении всех этих 7 лет подобные ощущения были весьма стабильными. Достойно удивления то, что она «видела» или ощущала совершенно определенные цветовые тона при одном лишь упоминании определенной ноты. Вопрос о происхождении цветового слуха (как и синестезии вообще) остается открытым, но есть свидетельства в пользу того, что способность к нему передается по наследству, и не исключено, что она — генетического происхождения (Goodt, 1999; Baron-Cohen et al., 1996).

Значительно более распространено другое явление, связанное с цветом и возникающее под воздействием музыки, — *цветовые ассоциации*. В данном случае речь идет о том, что музыкальные произведения, обладающие совершенно определенными свойствами (т. е. такая музыка, которую обычно называют «торжественной», «величавой» или «оживленной»), вызывают у слушателей определенные и достаточно стойкие цветовые ассоциации (Cutietta & Haggerty, 1987). Слушатели не «видят» цветового тона, как в случае цветового слуха; в данном случае скорее можно говорить о том, что музыка навевает им мысли об определенном цвете, или о том, что определенный музыкальный отрывок ассоциируется с определенным цветом. Известно, например, что торжественная музыка ассоциируется с красным цветом, величавая — с синим, а оживленная — с желтым. Несмотря на то что способность ассоциировать музыку с определенными цветовыми тонами свойственна людям разных возрастов, происхождение связи музыка—цвет и ее нейрофизиологическая основа пока что неизвестны.

Функциональная роль восприятия музыки

Завершая рассмотрение вопроса о восприятии музыки, обсудим его функциональную роль в контексте функционирования всей аудиальной системы. Музыка, так же как и речь, является интегративной составляющей всех человеческих культур и всех обществ. Каждая группа более или менее самостоятельно создала уникальную музыкальную форму, которая является одним из ее основных культурных достижений. Многочисленные примеры различных психологических и физиологических процессов, рассмотренные нами, позволяют высказать предположение о том, что универсальные и нередко чрезвычайно сильные переживания, вызванные восприятием музыки, должны исполнять некоторые адаптивные функции. Более того, выше уже отмечалось, что у большинства индивидуумов в правом полушарии мозга есть определенный участок, специально предназначенный для восприятия музыки. Исходя из исключительной «экономности» нервной системы можно

предположить, что эта анатомическая специализация и ее продукт возникли в результате эволюции для обеспечения некоего адаптивного преимущества, «обслуживающего» некую биологически важную функцию.

Музыка — источник огромного эстетического наслаждения. Сочетание сложных, но упорядоченных паттернов с эмоциями, напряжением, сменами настроений, неопределенностью и даже с неожиданностями, т. е то, что присуще большинству эстетических переживаний, составляет основу притягательности музыки. Музыку называют «сконструированной неопределенностью» (Smith, 1987). Практически по всем критериям музыка может быть признана высокоразвитой формой искусства и выдающимся достижением человеческой культуры. «Музыка — это искусство звука» (Umemoto, 1990, р. 116). Состоит ли основное предназначение музыки в том, чтобы быть источником наслаждения и способствовать духовному обогащению индивидуумов с помощью манипулирования искусственно создаваемой акустической средой, — этот вопрос пока остается без ответа. Однако если подходить к восприятию музыки с сугубо биологической точки зрения, стоит задуматься над предположением физика Дж. Родерера (Roederer, 1973), суть которого заключается в следующем: способность к восприятию музыки является *побочным продуктом* эволюции, результатом тех высоких требований, которые предъявлялись к аудиальной системе вначале как к детектору удаленности и местоположения, а затем и как к коммуникационной системе.

Восприятие речи

Аудиальная система человека играет решающую роль в такой, казалось бы, естественной и привычной, но по своей сути исключительно сложной форме человеческого поведения, как устная коммуникация посредством языка. Точно и согласованно используя свои аудиальные и голосовые аппараты, мы можем передавать друг другу сложную информацию, объем которой практически не ограничен. Короче говоря, благодаря когнитивной связи между голосовым аппаратом и слухом мы можем генерировать и воспринимать речь. Как и восприятие музыки, *восприятие речи* основано на взаимодействии огромного числа сложных психологических факторов, и в нашу задачу не входит их детальное рассмотрение. Мы расскажем лишь об основных процессах и явлениях, связанных с речевым слухом.

Способность говорить и воспринимать речь — поразительный аспект человеческого поведения. В обычном разговоре мы произносим примерно 180 слов в минуту, и это не требует от нас практически никаких усилий (Kandel, 1995). Чтобы наше восприятие речи было эффективным, мы должны исключительно тонко и быстро различать разные звуки. Например, произнесенное слово представляет собой короткий паттерн звуков, длящийся менее одной секунды. Более того, восприятие речи не прекращается и тогда, когда образующие слова звуки существенно изменяются. Слова сохраняют свою идентичность и правильно воспринимаются даже при весьма неблагоприятных условиях. Так, несмотря на различные акценты, диалекты и особенности голоса говорящего человека, мешающий посторонний шум, периодическое пропадание звука и технические помехи, возникающие в телефонных проводах или в радио- или в телеприемниках, мы вполне адекватно восприни-

маем речевые сигналы. Речь остается понятной даже тогда, когда изменяется большинство физических характеристик речевых звуков, если это изменение не превышает определенного предела. То, что даже при таких условиях речь остается понятной, свидетельствует о том, что ее восприятие — выдающееся перцептивное достижение.

Частотный интервал речевых звуков

Частотный интервал воспринимаемых речевых звуков ограничен скорее анатомией голосового аппарата, нежели потенциальными возможностями слуха. Человеческая речь является результатом функционирования голосовых связок и голосового тракта, образованного полостями рта, гортани и носа. Возникновение звуковых волн является результатом колебания воздуха, вызванного движением голосовых связок. Потенциальная возможность варьирования частоты этих волн зависит от ряда факторов. Возникновение звуков разных частот — результат сочетания индивидуальных особенностей голосового тракта и определенного положения языка, губ, щек и челюстей.

Резонансная частота полости рта, определяемая физической протяженностью голосового тракта и массой голосовых связок, равна у мужчин, женщин и детей примерно 500, 727и 850 Гц соответственно (Bergeijk, Pierce & David, 1960). Максимальная частота речевых звуков близка к 6500 Гц. Следовательно, речевые звуки занимают примерно одну треть всего частотного интервала, который считается доступным человеческому слуху (т. е. интервала от 20 до 20 000 Гц).

Многие речевые звуки, в том числе многие гласные звуки, — низкочастотные (их частота менее 1000 Гц), т. е. они попадают в разряд звуков, к которым человеческий слух менее чувствителен. Однако частоты большинства согласных звуков, играющих ключевую роль в восприятии речи, лежат в интервале от 1000 до 5000 Гц, т. е. в том интервале частот, к которому люди наиболее чувствительны. Интервал интенсивности генерируемых человеком звуков также узок: разница между самым тихим звуком (шепотом) и самым громким звуком (криком), свойственными человеческому голосу, составляет приблизительно 70 дБ. Энергетические уровни и шепота, и крика далеки от пределов возможностей человеческого слуха.

Фонемы. Чтобы понять нашу способность к тонкому различению слов, необходимо рассмотреть индивидуальные звуки языка. Основная единица речи называется **фонемой** (от греческого слова *phonema* — звук. — *Примеч. пер.*). Фонема — это наименьшая единица звуков речи, благодаря которой можно отличить одно слово от другого (табл. 14.1).

Сами по себе фонемы лишены смысла, а некоторые из них вообще не произносятся (например, такая фонема, как *ng* в слове *sing*), но в сочетании с другими фонемами они образуют слоги и слова. Например, слово *pet* образовано тремя фонемами: [*p*], [*e*] и [*t*]. Заменив за один раз только одну из этих фонем другими, можно получить целый ряд новых слов, имеющих совершенно иное значение, чем исходное слово, и отличающихся от него только одной фонемой (*pit*, *pat*, *pot*, *put*, *pen*, *let*).

Гласные и согласные. В зависимости от того, как именно используется голосовой аппарат при произнесении звуков, образующих фонемы, звуки подразделяют-

Таблица 14.1

Фонемы базового американского английского языка*

Гласные	Согласные	
ee как в h*ea*t	*t* как в *t*ee	*s* как в *s*ee
I как в h*i*t	*p* как в *p*ea,	*sh* как в *sh*ell
e как в h*ea*d	*k* как в *k*ey	*h* как в *h*e
ae как в h*a*d	*b* как в *b*ee	*v* как в *v*iew
ah как в f*a*ter	*d* как в *d*awn	*th* как в *th*en
aw как в c*a*ll	*g* как в *g*o	*z* как в *z*oo
u как в p*u*t	*m* как в *m*e	*zh* как в *g*ara*g*e
oo как в c*oo*l	*n* как в *n*o	*l* как в *l*aw
Δ как в t*o*n	*ng* как в si*ng*	*r* как в *r*ed
uh как в th*e*	*f* как в *f*ee	*y* как в *y*ou
er как в b*i*rd	*θ* как в *th*in	*w* как в *w*e
oi как в t*oi*l	*ch* как в *ch*urch	*g* как в *g*in
au как в sh*ou*t		
ei как в t*a*ke		
ou как в t*o*ne		
ai как в m*i*ght		

* Базовый американский английский — это диалект, на котором разговаривают жители штатов, расположенных на Среднем Западе и на Западе Соединенных Штатов. Некоторые фонемы других региональных диалектов (например, южных штатов) могут отличаться от представленных в таблице. Фонемы базового американского английского языка включают около 16 гласных и 24 согласных звука.

Некоторые фонемы представлены буквами латинского алфавита, а некоторые — специальными знаками.

Источник. Denes & Pinson, 1973.

ся на гласные и согласные. В произнесении гласного звука «задействованы» голосовые связки, резонанс полостей гортани и открытый рот. Произнося вслух такие гласные звуки, как *a, e, i, o* и *u,* нельзя не обратить внимания на то, что форма рта и положение губ при этом различны. При произнесении гласных положение языка, губ и мягкого нёба таково, что воздух проходит через полость рта, не встречая препятствий. Гласные звуки более продолжительны по звучанию, чем согласные, и громче их, хотя громкость гласных изменяется в широких пределах. Частота почти всех гласных звуков ниже 3000 Гц, а частота таких согласных звуков, как, например, *ch* или *s*, превосходит 3000 Гц.

Спектограмма. За легкостью, с которой мы воспринимаем речь, скрывается исключительно сложный механизм. Многие речевые звуки — это сложные паттерны интенсивности и частот, изменяющиеся во времени. Графическое изображение, запись этих изменений, имеющих место во время произнесения звука, называется **спектограммой**. Спектограмма дает графическую картину энергии, создаваемой

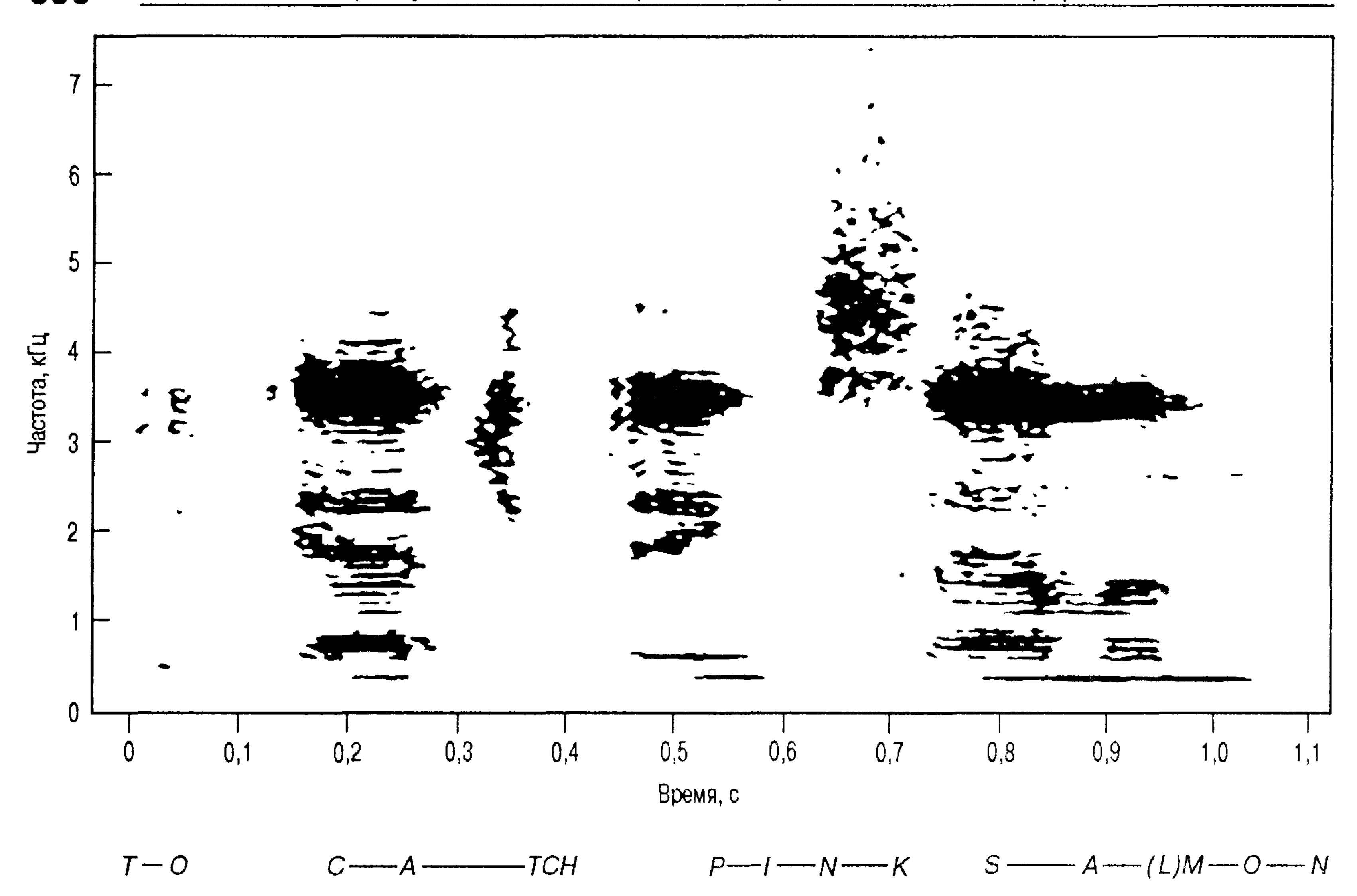


Рис. 14.7. Спектограмма, записанная во время произнесения фразы: *To catch pink salmon* («Поймать молодого лосося»). (*Источник*: Mattingly, 1972, p. 328)

речью или любой последовательностью звуков. Пример типичной спектограммы представлен на рис. 14.7. На спектограмме представлены три компонента речи. На абсциссе отложено время, на ординате — частота, а концентрация темных пятен, называемых **формантами**, отражает изменение уровня частоты во времени.

В определенные временны́е интервалы спектограмма не фиксирует никакой энергии. Однако эти периоды «молчания» не обязательно свидетельствуют о паузах между словами во время признесения данной фразы. В действительности, разговаривая, мы не делаем пауз между словами. Как правило, между интервалами на спектограмме и паузами между словами во время разговора связь очень невелика. (Ниже мы вернемся к обсуждению этого вопроса.)

Короткая пауза между следующими друг за другом слогами может служить важным признаком перцептивного группирования звуков беглой речи, хотя между этой паузой и восприятием отдельных слов и нет прямой разницы. По мнению автора работы (Moore, 1989), непродолжительные паузы помогают слушателю отличить друг от друга такие фразы, как *light housekeeper* и *lighthouse keeper* или *blue berry* и *blue-berry* («нерадивая домоправительница» и «смотритель маяка» или «синяя ягода» и «черника»). Обратите внимание и на то, как изменяется смысл слова в зависимости от того, на каком слоге делается ударение: если в слове *invalid* ударным является первый слог, то слово воспринимается как существительное, обозначающее хронически больного или физически неполноценного человека, а если ударение сделано на втором слоге, — то как прилагательное, характеризующее нечто незаконное или недостоверное.

Восприятие неразборчивой речи

Понимание механизма речевого слуха — это нечто значительно большее, чем анализ восприятия звука. Когнитивно-интегративный механизм восприятия речи необыкновенно сложен. Более того, мы продолжаем воспринимать смысл сказанного даже тогда, когда сама речь замедлена или нарушена. В этом разделе мы подробно рассмотрим этот вопрос, для чего расскажем о таких экспериментах, процедурах и условиях восприятия речи, в которых различные ее аспекты либо вовсе отсутствовали, либо были весьма существенно искажены или смазаны специально для того, чтобы можно было определить их влияние на ее разборчивость.

«Срезание частот». Один из способов ухудшения разборчивости речи включает в себя «отфильтровывание» из нее целых интервалов частот. Этот способ, известный под названием *«срезание частот»*, описан в ставшей классической работе Френча и Стейнберга (French, Steinberg, 1947). Испытуемые прослушивали в записи слова, из которых были полностью удалены целые интервалы частот — либо меньше 1900 Гц, либо больше. После «отфильтровывания» частот выше 1900 Гц примерно 70 % слов оставались разборчивыми. Аналогичный результат был получен и после удаления всех звуков с частотой ниже 1900 Гц. Следовательно, частоты ниже и выше 1900 Гц вносят одинаковый вклад в понимание смысла слов, а это значит, что в определенных пределах стимульная информация, критически важная для восприятия речи, не «привязана» ни к одному конкретному частотному интервалу.

«Срезание частот» иллюстрирует своего рода определенный компромисс между остающейся и удаляемой информацией. Исключение высоких частот сильнее сказывается на восприятии согласных звуков, чем гласных, а «отфильтровывание» низких частот заметнее сказывается на восприятии гласных звуков, чем согласных. Следовательно, нет необходимости ни во всех высокочастотных, ни во всех низкочастотных звуках. Остается лишь удивляться тому, какой узкий интервал частот достаточен для восприятия смысла слов.

Пропущенные звуки и речевой контекст. Как правило, во время любой беседы отдельные звуки или слова бывают не слышны из-за разных посторонних звуков, таких, например, как уличный шум, шаги, звонки в дверь и хлопанье дверьми, разговоры других людей или кашель. Однако в большинстве случаев подобные лакуны остаются не замеченными слушателем, который сам «вставляет» недостающие звуки. Это обстоятельство имеет чрезвычайно важное значение для понимания механизма речевого слуха: восприятие непрерывной речи зависит не только от совершенно конкретной акустической стимуляции, имеющей место в каждый данный момент времени. Оно зависит также от *предчувствий* и *ожиданий* того, какой должна быть эта стимуляция, основанных на когнитивном «каркасе» (*framework*), созданном предыдущими и последующими звуками. Следовательно, источником дополнительной информации для восприятия речи является лингвистический **контекст**, в котором воспринимаются звуки.

Значение контекста для восприятия речи подтверждается следующим примером феномена, называемого **эффектом восстановления** фонемы (Bashford, Riener & Warren, 1992; Warren, 1970; Warren & Warren, 1970). Слушателям предъявлялись

предложения, аналогичные этому: *It was found that the ()eel was on the orange* («Было установлено, что апельсин покрыт ()ожурой»). Вместо отстутствующго звука (фонемы), обозначенного в тексте скобками, испытуемые слышали посторонний звук — громкий кашель. Иными словами, кашель слышался непосредственно перед звуком *eel*. Прослушав это и аналогичные ему предложения, испытуемые сообщили экспериментатору, что перед звуком *eel* скорее слышали не кашель, а звук фонемы, соответствующей лингвистическому *контексту*. Иными словами, они перцептивно восстановили пропущенную фонему [*p*] и услышали слово *peel* (кожура). Это значит, что восприятие отсутствующей фонемы слова *peel* было предопределено контекстом, созданным последним словом в этом предложении. Другими словами, которые использовались для завершения этого предложения и изменяли контекст, были *axle* (колесная мазь) и *shoe* (туфля), а кашель вместо первых фонем слышался в словах *whee* (колесо) и *heel* (каблук) соответственно, т. е. фонемическое восстановление соответствует определенному лингвистическому контексту.

Еще раз обращаем ваше внимание на то, что восприятию пропущенного звука способствуют слова, следующие *после* кашля. Это значит, что слушатель «придерживает» неполную информацию до тех пор, пока контекст окончательно не прояснится. Интересно отметить, что хотя отсутствующий звук и его «местоположение» были отчетливо «слышны», слушатели плохо понимали, какой именно звук отсутствует. Когда же пропуск фонемы обозначался не кашлем, а паузой, слушатели без труда определяли местоположение последней.

Контекст влияет также и на восприятие отдельных слов и даже на восприятие меньших единиц речи, таких, например, как гласные звуки. Поллак и Пикетт записали беседу участников эксперимента, ожидавших тестирования, и позднее предъявили им записи отдельных слов и коротких фраз, взятых из их беглого разговора (Pollack & Pickett, 1964). Когда испытуемые слышали только отдельные слова, они распознавали их гораздо хуже, чем когда у них была возможность услышать еще несколько связанных с ними слов. Влияние контекста на восприятие фрагментов слова иллюстрируется данными работы (Rakerd, 1984): изолированные гласные звуки воспринимаются совершенно иначе (т. е. менее лингвистично), чем гласные звуки, услышанные в присутствии соседствующих с ними согласных звуков. Это явление называется *консонантным контекстом.*

Неясность речи: недостаток контекста. Контекст способен также *уменьшить* вероятность искаженного понимания беглой разговорной речи или ее недопонимания. Подобное случается тогда, когда акустический стимул может быть истолкован двояко или когда одинаково воспринимаемые на слух единицы речи имеют совершенно разный смысл (Garrett, 1982). Один и тот же акустический стимул может быть воспринят по-разному в зависимости от того, в каком контексте он возникает. Например, слова детской песенки *I scream, you scream, we all scream for ice cream* («Я требую мороженого, ты требуешь мороженого, мы все требуем мороженого») воспринимаются слушателем в соответствии с их контекстом. А теперь сравните слово *euthanasia* («эвтаназия») с выражением *youth in Asia* (юность в Азии), которое фонетически почти идентично ему. Без соответствующего контекста ошибка при их восприятии на слух вполне возможна.

В качестве примера неверного восприятия на слух, скорее всего, в результате недостатка контекста нередко приводится забавный случай, который произошел с одной женщиной и был описан фельетонистом газеты *The New York Times* Уильямом Сэфайром (Safire, 1979): при первом прослушивании песни группы *Beatles* «*Lucy in the Sky with Diamonds*», она вместо слов *the girl with kaleidoscope eyes* услышала слова *the girl with colitis goes by*. В данном случае объединение звуков в отдельные слова явилось следствием контекста (или отсутствием надлежащего *контекста*).

Позднее Сэфайр пересказал случай, о котором рассказала ему писательница Сильвия Райт и который связан с контекстуальной ошибкой в восприятии названия церковного гимна *Gladly the Cross I'd Bear*. Неправильно поняв его название, дети радостно пели в церкви о большом звере по имени Глэдли, страдающем дефектом зрения — страбизмом (Safire, 1994). Примерно то же самое в результате отсутствия надлежащего контекста (или, возможно, под влиянием сиюминутного контекста, навязанного себе самим слушателем) произошло и с музыкальным произведением, написанным в гораздо более позднее время: в ходе проверки знаний о музыке и композиторах один ученик начальной школы сказал, что Джордж Гершвин написал *Rap City in Blue* (Root, 1994)[1].

Интерес к подобным казусам, возникающим при восприятии устной речи и связанным с контекстом, привел к появлению обширной коллекции, собранной из разных источников. С легкой руки Сильвии Райт они называются *mondegreens*. Писательница предложила этот термин в 1954 г. в память о своем детском неверном понимании некоторых строф шотландской народной баллады *The Bonny Earl of Morray*. В течение многих лет она вместо слов *They hae slain the Earl of Morray, and laid him on the green* слышала слова *They have slain the Earl of Morray and Lady Mondegreen*. Имея вербально неоднозначный контекст (во всяком случае, ребенку он показался таковым) и будучи романтически настроенной девочкой с богатым воображением, юная Райт придумала леди или, возможно, барышню, разделившую с убитым графом Моррэем его участь. (Более подробно о собрании *mondegreens* рассказано в работах Pinker, 1994; Edwards, 1995.)[2]

Бланкирование речи. Результат, аналогичный эффекту перцептивного заполнения пробелов в устной речи благодаря контексту, достигается и тогда, когда ее фрагменты «удаляются» экспериментатором, который периодически то включает, то выключает звук, или систематически «замазываются» им попеременным включением и выключением маскирующего шума. Такой способ прерывания устной речи называется **бланкированием речи**. Общая тенденция, проявляющаяся при различных условиях бланкирования, графически представлена на рис. 14.8.

---

[1] На самом деле произведение Гершвина, о котором идет речь, называется *Rhapsody in Blue*. — *Примеч. пер.*

[2] О подобном рассказывал и Зиновий Гердт: «Когда я был маленький, и "Интернационал" пели все, и все слова знали все, и горели взоры, и до мировой справедливости было рукой подать, а слово "воспрянет" было мне недоступно, — я искренне, с чувством скорой всеобщей правды и добра пел: "С Интернациона-а-алом воз пряников в рот людской". И я видел этот рот, этот воз и, кажется, даже добродушное лицо возницы» (из кн.: Зяма — это же Гердт! Н. Новгород: ДЕКОМ, 2001. С. 190–191. — *Примеч. пер.*)

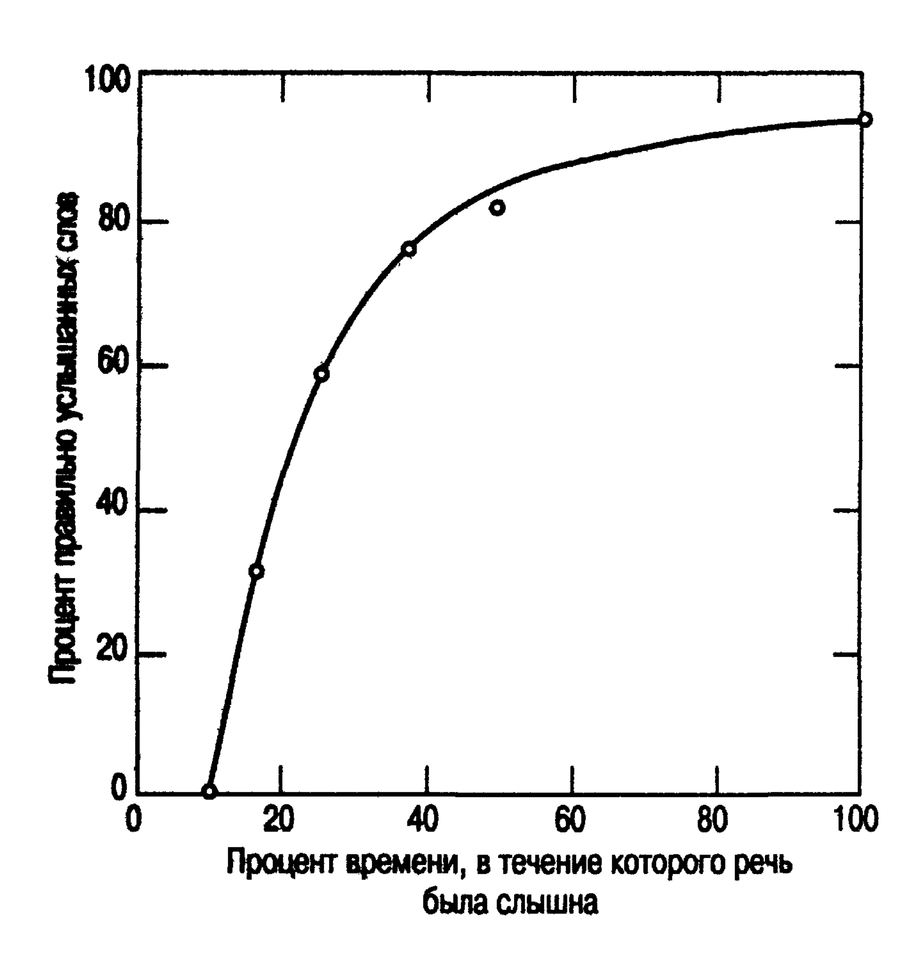


Рис. 14.8. Зависимость правильности восприятия речи от условий ее бланкирования

Звук включался и выключался 9 раз в секунду. Чтобы хорошо понять смысл сказанного, достаточно, чтобы речь была слышна в течение очень непродолжительного времени. (*Источник:* Miller, 1947)

Как следует из рис. 14.8, заметное изменение в доступности речи для понимания наступает тогда, когда она не слышна в течение половины всего времени эксперимента (звук включался и выключался 9 раз в секунду), однако даже при этих условиях утраченными оказались лишь 15 % слов. Следовательно, даже если аудиальная система слышит речь только в течение половины времени, достигается вполне удовлетворительная степень понимания последней.

Экспериментальное подтверждение

Бланкирование речи

Эффекта бланкирования речи можно добиться с помощью радио. Слушая по радио последние известия, быстро регулируйте громкость таким образом, чтобы чередовались тишина и слышимая речь. Несмотря на то что вы сами постоянно мешали восприятию речевого потока, вы с удивлением поймете, что уловили много слов. Разумеется, окончательный результат, т. е. то, насколько вы поняли смысл сказанного по радио, будет зависеть от того, насколько быстро и часто вы включали и выключали звук, а также от продолжительности пауз и звучания речи.

Восприятие речи обладает удивительной устойчивостью к разрушению. Речь остается понятной даже на фоне постороннего шума и даже тогда, когда из нее исключаются значительные фрагменты лингвистических элементов, включая фонемы и целые интервалы частот, т. е. тогда, когда условия ее восприятия — и это вполне понятно — далеки от идеальных. Более того, то обстоятельство, что определенный уровень восприятия речи сохраняется вопреки разнообразным звукам, воздействующим на слушателя, включая и акустические эффекты, связанные с возрастом говорящего, с его полом, диалектом и даже с его эмоциональным состоянием, свидетельствует о том, что заключенная в речи информация имеет большой запас прочности. Именно поэтому даже при искажении или исключении некоторых свойственных речи отличительных особенностей в ней остается еще достаточно

признаков для того, чтобы донести до слушателя заложенную в ней информацию. Как отмечает Моор (Moore, 1989, р. 281), «Это дает нам огромные практические преимущества. Если бы восприятие речи было возможно только при едва ли не идеальной передаче звука от говорящего к слушателю, речевая коммуникация в большинстве реальных ситуаций была бы чрезвычайно затруднена. Природа создала такой процесс речевой коммуникации, который способен функционировать в широком диапазоне неблагоприятных условий».

Восприятие речи: основные аспекты и дискуссионные вопросы

Читателю уже должно быть ясно, что способность к восприятию речи — экстраординарное явление. Всякий раз, слыша определенную последовательность звуков, образующих устную речь, мы практически сразу же и без усилий распознаем содержащийся в них когнитивный сигнал. Более того, мы воспринимаем смысл устной речи даже тогда, когда ее звуки весьма существенно изменены или искажены, а некоторые элементы речи и вовсе отсутствуют. В этом разделе мы рассмотрим некоторые общие положения, которые помогут составить представление о том, каким образом стимуляция звуками, выраженными голосом, воспринимается нами как речь.

Восприятие слов

Сейчас мы уже можем попытаться ответить на главный вопрос, касающийся понимания восприятия речи: каким образом мы, слыша устную речь, представляющую собой последовательность звуков, воспринимаем ее как состоящую из отдельных слов даже тогда, когда сами по себе физические сигналы не дают нам достаточных оснований для этого, т. е. для того, чтобы надлежащим образом разделить вербальную стимуляцию на отдельные слова? Мы воспринимаем слова отдельно друг от друга, но то, что они действительно отделены друг от друга, не очевидно: нет никаких физических признаков, которые соответствовали бы воспринимаемому нами разделению. Более того, как уже отмечалось выше, на спектограммах нет пробелов, которые бы соответствовали тому, что мы воспринимаем как границы между словами. Иначе говоря, эти границы не имеют физической репрезентации в виде пауз в речевом потоке, стимулирующем нашу аудиальную систему. Напротив, фонетические сегменты, образующие речь, физически сливаются друг с другом и доходят до слушателя в виде непрерывного потока акустических сигналов.

Человек, к которому обращаются на незнакомом языке, сразу же сталкивается с проблемой перцептивного выделения отдельных слов. Иностранный язык воспринимается им как быстрый, непрерывный поток звуков. Неискушенный слушатель не знает даже того, какой набор звуков соответствует отдельным конкретным словам, и не может сказать, основываясь только на этих звуках, где заканчивается одно слово и начинается другое. Воистину прав Джузук (Jusczyk, 1986, р. 27–3): «Учитывая непрерывность речевого потока, возможно, не следует удивляться трудностям, которые иностранцы испытывают при определении границ между слова-

ми, и тому, что они жалуются на слишком быструю речь англоговорящих людей. Скорее, следует удивляться тому, что сами носители английского языка *действительно* слышат этот непрерывный сигнал как совокупность отдельных слов».

Разговорная речь — это сочетание отдельных слов, и одним из важнейших условий, определяющих восприятие непрерывного потока звуков (т. е. разговорной речи) как сочетания отдельных слов, следует признать *знакомство* слушателя с этими звуками. Воистину знание языка, особенно знакомство с его звуками, помогает нам воспринимать физически отсутствующую границу между словами. Эти границы слышны, по крайней мере хотя бы частично, потому что нам знакомы определенные звуки, образующие слова. И чем лучше слушатель знает речевые звуки данного языка, тем легче эти звуки воспринимаются им как отдельные слова. Точно так же восприятию отдельных слов помогает и знакомство с голосом говорящего. Известно, что испытуемые значительно лучше распознавали отдельные слова на фоне шума в том случае, если их произносил знакомый им голос (Nygaard et al., 1994, см. также: Palmer et al., 1993). Следовательно, знакомство слушателя с паттерном речи говорящего способствует тому, что он лучше понимает произносимые им слова. И последнее. Как уже отмечалось выше, *эффект фонемического восстановления*, т. е. то, что мы слышим звуки в контексте других звуков, также помогает нам воспринимать границы между словами.

Уникальность речи

Является ли речь чем-то уникальным? Воспринимает ли аудиальная система речь как некую особую форму стимуляции, отличную от других окружающих нас звуков, имеющую свои собственные функциональные особенности и требующую в связи с этим специфических нейронных механизмов и структур для обработки содержащейся в ней информации? Или речь — всего лишь культурное явление, некая форма сложной акустической стимуляции, воспринимаемой и обрабатываемой точно так же, на основании тех же самых нейронных механизмов, которые лежат в основе восприятия и анализа информации, содержащейся в других сложных стимулах невербального характера, которые присутствуют в окружающей нас среде? Ни один из этих подходов не находит безоговорочной поддержки со стороны ученых-практиков и теоретиков, хотя точка зрения, заключающаяся в том, что язык не является исключительно культурным феноменом, а базируется на биологической основе, имеет много сторонников. Есть немало аргументов «за» и «против» обеих этих трактовок, и вопрос об уникальном статусе речи остается открытым.

В этом разделе мы рассмотрим вопрос о том, возможно ли, что восприятие речи существенно отличается от восприятия неречевых звуков и что существуют особые механизмы распознавания и анализа речи. Кроме того, мы также рассмотрим точку зрения о том, что восприятие речи — это результат функционирования определенной нейронной системы (или модуля), «специализирующейся» на извлечении лингвистического смысла из передающих этот смысл звуков. Начнем же мы с краткого рассказа о моторной теории речи.

Моторная теория речи базируется преимущественно на наблюдении, суть которого заключается в том, что между восприятием звуков речи и тем, как они произносятся голосовым аппаратом, существует тесная связь. Иными словами, «вос-

приятие речевых звуков в той или иной степени определяется способом, каким именно мы их генерируем» (Liberman et al., 1967a, p. 70; Liberman & Studdert-Kennedy, 1978). Подобная трактовка восприятия речи называется **моторной теорией**, поскольку, с точки зрения ее сторонников, слушатели используют моторно-артикуляционные жесты, обычно сопровождающие разговор.

Приверженцы моторной теории исходят из того, что для восприятия речи *способ ее «производства»* имеет решающее значение: люди каким-то образом вынуждены использовать собственные моторно-речевые системы для восприятия речи других. Слушатель потому способен воспринимать речь, что ему известно, каким образом генерируются речевые звуки. В соответствии с моторной теорией, речь, безусловно, уникальна, поскольку, по мнению ее сторонников, восприятие речи связано с ее генерированием «специализированной» моторно-речевой системой. (Обращаем ваше внимание на следующее: моторная теория вовсе не считает, что для восприятия речи слушатель должен как-либо открыто использовать свою способность генерировать ее, например разговаривать с самим собой. Напротив, сторонники этой теории подчеркивают, что восприятию речи предшествует некий весьма тонкий, неосознанный и «беззвучный» анализ способа ее генерирования.)

Категориальная перцепция. Создание гипотезы, суть которой заключается в том, что речь отличается от других звуковых стимулов, отчасти связано с таким феноменом, как **категориальная перцепция**. Этим термином обозначается ситуация, при которой способность к различению объектов, принадлежащих к *одной* категории, значительно уступает различительной способности по отношению к объектам *разных* категорий (Jusczuk, 1986). Применительно к восприятию речевых звуков категориальная перцепция означает, что два разных звука, например таких, как согласные [*p*] и [*b*] (или одинаково произнесенные согласные [*d*] и [*t*]), легче отличить друг от друга, чем разные формы [*p*] или разные формы [*b*].

При произнесении таких фонетических консонант, как [*p*] и [*b*], голосовой аппарат совершает практически одинаковые действия. При произнесении обоих звуков губы сначала смыкаются, потом размыкаются, выпуская воздух, и вибрируют голосовые связки (эта вибрация называется *озвончением*). Однако если при произнесении звука [*b*] голосовые связки начинают вибрировать практически одновременно с выпусканием воздуха, то при произнесении звука [*p*] эта вибрация происходит спустя примерно 50–60 мс после того, как выздух уже вышел. Время, отделяющее выход воздуха от вибрации голосовых связок, или озвончения, называется **временем, необходимым для возникновения звукового сигнала** (*voice-onset time — VOT*). В данном контексте наиболее важным для нас является то, что слушатели используют этот параметр как признак, позволяющий им отличить звук [*b*] от звука [*p*].

В качестве примера распознавания согласных звуков (с использованием синтезатора или созданных компьютером речевых звуков) рассмотрим условия, при которых такой параметр, как время, необходимое для возникновения звукового сигнала, систематически изменяется на незначительную, но постоянную величину, а задача испытуемого в каждом конкретном эксперименте определить, какой именно согласный звук он слышит, например [*b*] или [*p*]. В данном случае испытуемым предъявлялся звук [*b*] (поскольку мы начинаем с одновременного выпус-

кания воздуха и озвончения). Несмотря на небольшие инкрементальные изменения времени, необходимого для возникновения звукового сигнала, испытуемый будет по-прежнему воспринимать звук [*b*], и это будет продолжаться до тех пор, пока время не достигнет определенного значения — *фонетической границы*, т. е. точки, при которой фонема [*b*] внезапно превратится в фонему [*p*]. Следовательно, **фонетическая граница** — это время, необходимое для возникновения звукового сигнала, которое изменяет воспринимаемую фонему. Обратите внимание на то, что, несмотря на значительные изменения времени, необходимого для возникновения звукового сигнала по обе стороны границы, никаких перцептивных изменений не происходит. Напротив, испытуемый воспринимает только два звука — либо звук [*b*], либо звук [*p*], в зависимости от того, по какую сторону от фонетической границы лежит время, необходимое для возникновения звукового сигнала. В этом смысле фонетическая граница представляет собой «водораздел», выраженный с помощью времени, необходимого для возникновения звукового сигнала, и отделяющий восприятие одной фонемы от другой.

Для тех, кто полагает, что речевые звуки уникальны, категориальная перцепция является свидетельством того, что, когда изменение времени, необходимого для возникновения звукового сигнала таких фонетических звуков, как [*b*] и [*p*], достигает критической точки, т. е. *фонетической границы*, «в дело вступает» специальный «процессор» речи или механизм ее восприятия. В результате определенное время, необходимое для возникновения звукового сигнала, вовлекает в действие и определенный механизм, благодаря которому фонемы воспринимаются как разные.

Категориальная перцепция, иллюстрируя тесную связь между восприятием некоторых речевых звуков и способом их произнесения, является также и аргументом в пользу *моторной теории восприятия речи*. Согласно категориальной перцепции, восприятие речи теснейшим образом связано с артикуляцией. То, что мы воспринимаем звуки по принципу «либо—либо» (например, либо [*b*], либо [*p*]) находится в полном соответствии с тем, как мы их произносим. В обычной речи время, необходимое для возникновения звукового сигнала, может варьировать в очень широких пределах, но мы продолжаем слышать одну и ту же согласную — [*b*]. Затем в точке, соответствующей фонетической границе, когда время, необходимое для возникновения звукового сигнала, достигает критического значения, восприятие резко изменяется и мы слышим звук [*p*]. Следовательно, определенные изменения голосовой артикуляции вызывают соответствующие изменения восприятия.

Категориальная перцепция представляет собой феномен, проявляющийся не только в отношении речевых звуков. Аналогичные эффекты наблюдались и при восприятии такого неречевого звука, как жужжание (Miller et al., 1976). Возможно, самым серьезным испытанием для предположения, суть которого заключается в том, что эта форма категориальной перцепции связана со специфическим механизмом обработки речевой информации, является следующий факт: аналогичная форма категориальной перцепции свойственна и некоторым видам животных, например обезьянам (Kuhl & Padden, 1993; Morse & Snowden, 1975), шиншиллам, (Kuhl & Miller, 1975), японскому перепелу (Kluender et al., 1987) и собакам (Adams & Molfese, 1987), хотя, как известно, животные лишены возможности пользоваться речью.

Нейронный механизм восприятия речи. Известны и физиологические обоснования гипотезы о том, что речь отличается от других звуков. Их сторонники исходят из существования специальных нейронных структур и механизмов, отличающих речь от всех других форм аудиального стимулирования. Ниже описаны некоторые физиологические концепции.

Детекторы отличительных лингвистических признаков. Имеются ли в человеческом мозге специализированные нейроны — нейронные детекторы речи, — «ответственные» исключительно за восприятие звуков человеческой речи? Поиск подобных нейронов основан на предположении, что специфические **детекторы отличительных лингвистических признаков** находятся в мозге. Полагают, что эти тонко настроенные нейроны реагируют исключительно на специфические характеристики и отличительные признаки речевой стимуляции, например на время, необходимое для возникновения звукового сигнала. Одним из способов доказательства их существования является **метод селективной адаптации**, с помощью которого можно вызвать «утомление», или адаптацию, «лингвистических» нейронов, существование которых предполагается, с помощью контролируемой избыточной стимуляции. Если существует специфический детектор какого-либо отличительного признака речи, свойственного, например, фонеме [*t*], то после многократного повторения этого звука лингвистический детектор «утомится», или адаптируется, и вероятность того, что испытуемый услышит его, уменьшится.

В одном из экспериментов, основанных на селективной адаптации, авторы использовали синтезированные компьютером речевые звуки, включая и пару согласных фонем, хотя и близких по звучанию, но вполне различимых, — [*t*] и [*d*] (Eimas & Corbit, 1973). (Исследователи синтезировали и другие пары согласных фонем, но в качестве иллюстрации мы рассмотрим только одну из них — пару [*t*] и [*d*].) Они также синтезировали с помощью компьютера серию промежуточных речевых звуков для пары согласных фонем [*t*] и [*d*], которые звучали достаточно неопределенно, так что речевой сигнал можно было воспринять *и* как [*t*], *и* как [*d*]. Иными словами, наряду с парой совершенно определенных согласных звуков [*t*] и [*d*] они синтезировали речевые звуки, слышимые на *лингвистической границе* между двумя различными согласными звуками, причем этот неопределенный звук скорее должен был восприниматься как [*t*], чем как [*d*].

В течение 2 минут испытуемым несколько раз предъявлялся звук [*d*]. Это делалось для того, чтобы селективно адаптировать предполагаемый детектор, настроенный на восприятие лингвистических отличительных признаков согласного звука [*d*]. (Эта процедура аналогична той, с помощью которой мы демонстрировали существование отрицательных последовательных образов и которая описана нами в главе 5.) Когда по завершении адаптационной фазы испытуемому предъявляли неоднозначный звук, промежуточный между [*t*] и [*d*], который он ранее воспринимал *либо* как [*t*], *либо* как [*d*], при многократном повторении этого звука уже не воспринимал его как неопределенный: после селективной адаптации к согласному звуку [*d*] испытуемый гораздо чаще воспринимал неоднозначный звук, синтезированный из звуков [*t*] и [*d*], как [*t*]. Подводя итог, можно сказать следующее: результаты этого эксперимента свидетельствуют о том, что многократное предъявление лингвистического стимула селективно «утомляет» предполагаемый детектор, чувст-

вительный к одному из отличительных признаков данного стимула, результатом чего является снижение активности детектора и восприятия стимула.

Однако это открытие не было сразу и безусловно воспринято научным сообществом. Гипотеза о том, что нейронную основу механизма восприятия речи составляют детекторы специфических лингвистических признаков, была подвергнута всесторонней проверке. Наиболее серьезная проблема заключается в том, что помимо речевых звуков селективную адаптацию легко вызывают и другие, неречевые звуки (Sawusch & Jusczyk, 1981). Это значит, что селективная адаптация не следствие каких-либо фонетических или *лингвистических* особенностей вызывающих ее акустических стимулов. Селективная адаптация скорее может быть результатом «утомления» детекторов, воспринимающих физические *частоты* стимула, адаптация к которому изучается, нежели его, стимула, специфических или лингвистических отличительных признаков. Иными словами, хотя сам факт существования нейронов — детекторов специфических признаков и вполне вероятен, они, скорее всего, участвуют не только в обработке информации, содержащейся в речевых звуках, но в восприятии аудиальной стимуляции вообще. Хотя мы и не отрицаем роли детекторов отличительных признаков в восприятии речи (Samuel, 1986, 1989; Naatanen et al., 1996), не исключено, что существуют и другие механизмы обработки информации, заключенной в речи. В следующем подразделе мы рассмотрим альтернативу детекторам лингвистических признаков — *речевой модуль*.

Восприятие речи и речевая сенсорная модальность. Как и все аудиальные стимулы, звуки речи образованы сигналами, имеющими различные физические свойства (т. е. разную интенсивность, частоту, сложность и продолжительность). Чтобы «раскрылась» содержащаяся в речевых звуках информация, они, как и все сложные символы, должны претерпеть некую специальную обработку. Восприятие речи требует от слушателя не только извлечения информации о наличии тех или иных звуков или об их местоположении, но и раскрытия смысла — *семантического послания,* закодированного в звуках. Из этого следует, что восприятие речи отличается от восприятия других форм аудиальной стимуляции и потому требует своего собственного, специального механизма обработки информации.

Это обстоятельство и явилось предпосылкой создания на биологической основе единой теории, согласно которой нервная система человека имеет специальный «процессор» — **речевую сенсорную модальность** — *фонетический, или речевой, модуль*, предназначенный исключительно для обработки информации, содержащейся в звуках, идентифицированных как речь. Не исключено, что самым убедительным доказательством существования специфической речевой сенсорной модальности являются результаты тех исследований, авторы которых показали, что одни и те же акустические сигналы обрабатываются и воспринимаются по-разному в зависимости от того, принимает ли их слушатель за речь или за информацию другого рода. Иными словами, стратегия и критерии, к которым прибегают слушатели для оценки звуков, воспринимаемых как речь, отличаются от стратегии и критериев, используемых при восприятии аудиальных стимулов иного рода (Best, Morrongiello & Robson, 1981; Remez et al., 1981).

Помимо того, что одни и те же речевые звуки могут при разных обстоятельствах восприниматься и как речь, и как неречевая стимуляция, при определенных усло-

виях один и тот же физический стимул одновременно способен возбуждать обе сенсорные модальности — и неречевую (психоакустическую), и речевую (фонетическую). Подобное одновременное восприятие звуковых сигналов в качестве речи и в качестве неречевой (акустической) стимуляции называется **двойственным восприятием** (*duplex perception*). Полагают, что двойственное восприятие отражает различия, существующие в психоакустическом и лингвистическом механизмах восприятия одного и того же стимула.

Уолен и Либерман провели эксперимент, в котором испытуемым предъявляли синтезированные с помощью компьютера сложные звуки, воспринимавшиеся при относительно низких уровнях интенсивности как [*da*] и [*ga*], а при более высоких уровнях интенсивности вызывавшие двойное восприятие (Whalen & Liberman, 1987). Иными словами, восприятие акустического сигнала зависит от уровня его интенсивности, и при увеличении последнего испытуемые одновременно слышали не только акустические сигналы, воспринимавшиеся ими как [*da*] и [*ga*], но и неречевой свистящий звук. По мнению авторов работы, приоритет принадлежит речевой сенсорной модальности и неречевая сенсорная модальность «вступает в действие» только тогда, когда интенсивность сигнала достигает достаточно высокого уровня: «двойственное восприятие подтверждает гипотезу о том, что приоритет в обработке входящих сигналов принадлежит фонетической модальности, которая сначала воспринимает их специфические лингвистические свойства, а затем передает "остаток" неречевой сенсорной модальности, воспринимающей его как свист. Подобная приоритетность отражает исключительную биологическую значимость речи» (p. 171).

Вопрос о существовании специфической сенсорной модальности или отдельного речевого модуля, предназначенных для обработки речевой стимуляции, остается открытым. Однако у нас есть достаточно оснований считать, что приобретение навыков восприятия речи начинается в детстве и происходит постепенно. Хотя младенцы сначала воспринимают только физические или психоакустические свойства речи, они демонстрируют предрасположенность к различению звуков, соответствующих различным фонемам, и к научению тем конкретным фонемам, которые важны для коммуникации (Friederici & Wessels, 1993; Kuhl, 1983; MacKain et al., 1983).

Овладевая языком, маленькие дети в определенный момент начинают принимать во внимание фонологическую (язык—звук) структуру и другие грамматические и синтаксические (связанные со структурой предложения) правила языка и по-разному воспринимать один и тот же акустический стимул. В результате классификация речевых звуков, основанная на физических (или психоакустических) свойствах последних и характерная для маленьких детей, постепенно сменяется классификацией, основанной на лингвистической релевантности звуков. Следовательно, развитие речи есть результат приобретения языковых навыков и попыток придать лингвистический смысл акустической стимуляции.

Речевые зоны головного мозга. Физиологическое доказательство, свидетельствующее в пользу гипотезы об уникальности речи, основано на существовании определенных зон мозга, обрабатывающих речевую информацию. (Вспомните, что выше мы говорили и о зонах, «специализирующихся» на восприятии музыки.)

В начале этой главы, говоря о функциональных различиях правого и левого полушарий мозга и о том, что они по-разному обрабатывают лингвистическую и нелингвистическую информацию, мы отметили, что приоритет в обработке речевой стимуляции принадлежит левому полушарию. То, что в левом полушарии имеются четко отграниченные зоны, «специализирующиеся» на различных связанных с языком формах активности, было убедительно доказано с помощью таких методов визуализации мозга, как ПЭТ (Soderfeld et al., 1997) и ФМРТ (Binder et al., 1996; Calvert et al., 1997). В главе 2 мы рассказывали о том, что эти методы позволяют наблюдать за процессами, происходящими в мозге человека непосредственно в тот момент, когда он воспринимает лингвистический стимул и обрабатывает содержащуюся в нем информацию.

На рис. 14.9 представлены две основные кортикальные зоны, связанные с обработкой лингвистической стимуляции. **Центр Брока́**, располагающийся в нижней части лобной доли, назван по имени французского хирурга и анатома Поля Брока́ (1824–1880), который в 1861 г. обнаружил, что именно этот участок левого полушария играет основную роль в *воспроизведении* речи. Участок левого полушария, «ответственный» за *понимание* речи, называется **центром Вернике** (по имени немецкого психиатра и невролога Карла Вернике).

Повреждение любого из этих центров может вызвать нарушение речи, называемое *афазией*. В частности, травма центра Брока́ приводит к значительной утрате способности говорить — к так называемой *афазии Брока́*, или *моторной афазии*, а травма центра Вернике оказывает существенное влияние на способность понимать услышанное (этот недуг называется *афазией Вернике*, или *сенсорной афазией*). Наибольший интерес для нас (с точки зрения специфики обсуждаемого вопроса) представляет то обстоятельство, что ни при одной из этих форм афазии у пациентов не наблюдается нарушение других аудиальных функций, таких, например, как локализация источника звука, и не снижается острота слуха.

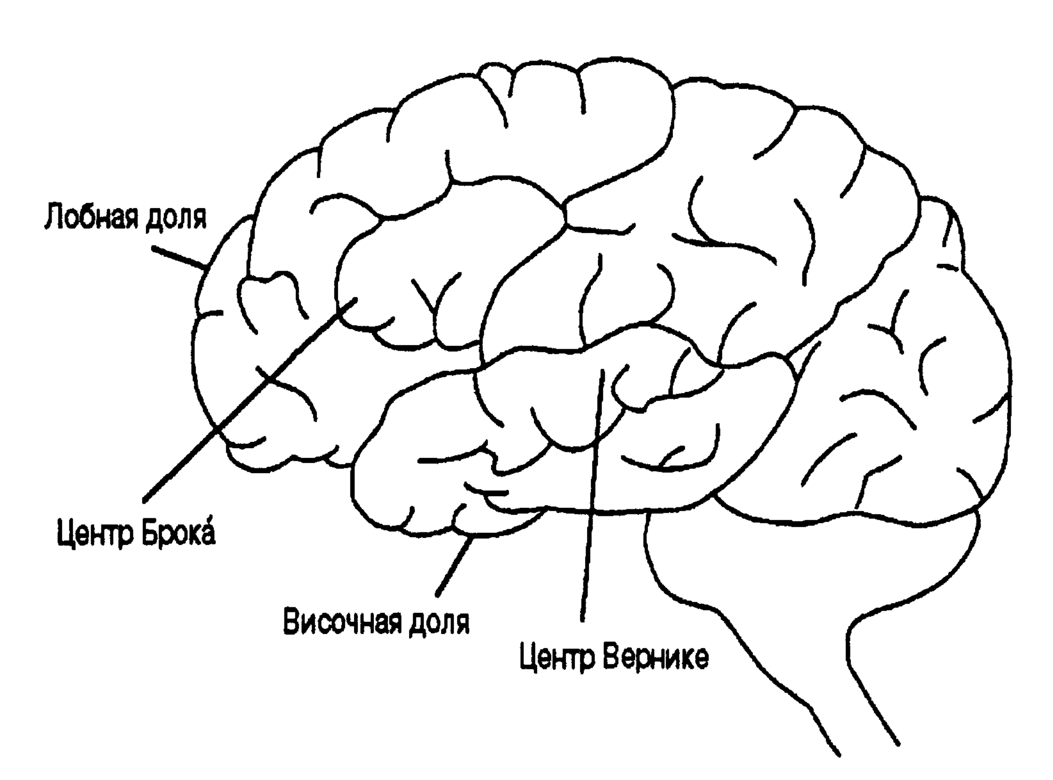


Рис. 14.9. Схематическое изображение левого полушария головного мозга человека

Центр Брока́ и центр Вернике – основные центры, связанные с процессами говорения и обработки содержащейся в речи информации соответственно. Эти речевые центры связаны пучком нервных волокон (*arcuate fasciculus*) (на рисунке не показано)

Зная о том, насколько экономна нервная система, вполне можно предположить, что уж коль скоро в процессе эволюции в мозге образовались специальные центры — речедвигательный и воспринимающий речь, следовательно, в образующих речь элементах должна присутствовать некая специфическая, биологически релевантная форма стимуляции. По крайней мере то, что специфическим функциям речи соответствуют определенные центры левого полушария головного мозга, согласуется с представлениями о существовании системы, играющей роль «процессора» речи.

Аудиовизуальная интеграция: эффект Мак-Гурка. Уникальность речи заключается также и в том, что при типичной вербальной коммуникации слушатель воспринимает не только акустические звуковые сигналы, источником которых является говорящий, но и сопровождающую их мимику — движения его лица и губ. Иными словами, слушая собеседника, мы нередко видим его лицо, «формирующее» речевые звуки. Могут ли эти визуальные признаки влиять на восприятие речи? В какой мере восприятие речи зависит от того, видим мы лицо собеседника или нет?

Наиболее яркое доказательство того, что визуальные признаки влияют на восприятие речи, — **эффект Мак-Гурка**, который проявляется в том, что аудиальная и визуальная информация, которую несет в себе речь, взаимодействуют между собой и влияют на то, что мы слышим. Визуальная картина речи влияет на восприятие слушателя. Проводя свое оригинальное исследование, Мак-Гурк и Мак-Дональд создали такие условия, при которых аудиальные сигналы произносимого слога полностью не соответствовали (противоречили) сопутствовавшим им визуальным сигналам (McGurk & MacDonald, 1976; см. также Dodd, 1977). В одном из экспериментов они демонстрировали испытуемым видеозапись женщины, многократно произносившей одними губами слоги *ga-ga*, в то время как фонограмма воспроизводила слоги *ba-ba*. Когда испытуемые закрывали глаза и только слушали фонограмму, они точно распознавали слоги. Более того, когда они видели только движения губ говорившей женщины, а фонограмма была выключена, они достаточно точно идентифицировали произносимые ею звуки как *ga-ga* (подтверждая тем самым, что при необходимости мы можем читать по губам и что, возможно, делаем это гораздо чаще, чем нам кажется). Однако когда испытуемым одновременно предъявлялись противоречащие друг другу аудиальный и визуальный стимулы, они слышали звуки, которых не было ни в одном из них. Например, когда испытуемые видели на экране женщину, артикуляция губ которой соответствовала слогам *ga-ga*, и одновременно звучал акустический сигнал *ba-ba*, большинство из них слышали совсем другой звук — *da-da*! Интересная деталь: большинство испытуемых не осознали несоответствия аудиальной и визуальной стимуляций.

Аудиовизуальной интеграции, по-видимому, присущ автоматизм, и эта ее особенность имеет общий характер. Известно, что стойкое влияние визуальной стимуляции на восприятие звука проявляется даже при очевидном несоответствии пола человека, за артикуляцией губ которого наблюдают, звучащему голосу (Green et al., 1991). Если испытуемые смотрели видеозапись мужчины, произносившего одними губами *ga-ga*, и слышали женский голос, говоривший *ba-ba*, они осознавали несоответствие сигналов, но это не мешало им воспринимать иллюзорную фонему *da*. Иными словами, влияние визуального стимула на восприятие сохранялось.

Визуальная картина голосовых *усилий* также может влиять на воспринимаемую громкость звуков. Розенблюм и Фаулер (Rosenblum & Fowler, 1991) предъявляли испытуемым аудиовизуальное излбражение мужчины, произносившего разные слоги, но визуальный дисплей очевидных усилий, прикладываемых им при этом, не соответствовал интенсивности звуков, которые были слышны Например, испытуемые видели человека, произносившего слог с видимым усилием (что соответствует громкому звуку), но слышали тихо произнесенный слог. Даже несмотря на то, что экспериментаторы просили испытуемых судить о громкости звука только по тому, что они слышат, один лишь вид человека, произносящего слог с нескрываемым усилием, существенно увеличивал громкость воспринимаемого звука, и чем больше были голосовые усилия человека на экране, тем более громким казался звук испытуемым.

Аудиовизуальная интеграция, проявлением которой является эффект Мак-Гурка, свидетельствует о том, что при определенных обстоятельствах восприятие речи зависит не только от акустических сигналов. Установлено (с помощью такого метода визуализации мозга, как ФМРТ), что чтение по губам активирует те же аудиальные центры мозга, которые активируются и при восприятии звучащей речи, и что механизмы активации аналогичны (Calvert et al., 1997). Является ли само по себе существование интеграции таких признаков, как движения губ и звуки речи, доказательством уникальности речи? Возможно, нет. Во-первых, и люди, и животные проявляют склонность к аудиовизуальной интеграции и в тех случаях, когда имеют место неречевые звуки (Heffner & Heffner, 1992; Saldana & Rosenblum, 1993). Сама по себе локализация звучащих объектов подвержена влиянию визуальной стимуляции. В известной мере то, что вы видите, помогает вам определить, откуда доносится звук. Более того, высокий уровень понимания речи может быть достигнут и без движения губ и прочих визуальных признаков. Способность незрячих людей воспринимать речь и собственный опыт читателей, связанный с прослушиванием радиопередач, подтверждают справедливость этого утверждения. Однако аудиовизуальная интеграция бесспорно свидетельствует о том, что визуальная компонента речи в тех случаях, когда она доступна, становится дополнительным источником информации, сочетающимся со словами. Это может быть очень полезно, и прежде всего в условиях повышенного шума, ибо уменьшается вероятность того, что говорящий будет превратно понят. Сказанное прежде всего относится к ситуациям, когда одновременно звучат несколько сообщений: восприятие того из них, которое имеет к нам непосредственное отношение, значительно облегчается, если есть возможность наблюдать за движениями губ говорящего. Более того, при определенных условиях только выражение лица и жесты оратора способны донести до слушателей эмоциональное и когнитивное содержание его речи, которые не были бы восприняты ими, если бы они слышали одни слова (Iverson & Goldin-Meadow, 1998).

Обобщая все изложенное выше, можно сказать, что источники восприятия речи различны: это и частотые характеристики речевых звуков, и сопровождающая последние визуальная информация, и индивидуальные особенности самого слушателя. На вопрос, который мы задали в самом начале главы: «Уникальна ли речь?», пока нет однозначного ответа. Хотя у нас нет достаточных оснований утверждать,

что речь является специфической формой аудиальной информации и потому требует специального механизма или модальности, подобная трактовка — соблазнительная гипотеза, и не исключено, что она соответствует действительности.

Прежде чем перейти к рассмотрению других вопросов, уместно высказать одно соображение общего характера. Из нашей краткой дискуссии читатель не мог не понять — мы это подчеркивали — всю тщетность попыток прийти к одному приемлемому и достаточно полному объяснению восприятия речи. Не исключено восприятие речи, что, как и другие сложные формы деятельности и способности человека, базируется не на одном, а не нескольких механизмах. В любом случае, не должно быть сомнений в том, что понимание восприятия речи далеко выходит за рамки простого анализа физических свойств речевых звуков и восприятия последних слухом.

Анализ аудиальной сцены

Многие функции слуха, описанные в данной главе, такие, например, как локализация звуков, а также восприятие музыки и речи, представлены нами таким образом, словно аудиальная система преимущественно имеет дело с единичными событиями, т. е. мы слышим звук и сразу же определяем местоположение его источника, слышим несколько нот и узнаем мелодию, слышим последовательность фонем и воспринимаем смысл сказанного. Но в реальной жизни на нас гораздо чаще одновременно воздействует огромное количество накладывающихся друг на друга звуков разного характера. Короче говоря, мы все время сталкиваемся с тем, что может быть названо *аудиальной сценой.* Нас постоянно окружают звуки музыки, человеческая речь и шум, на фоне которого они слышны, и все это вместе образует сложный звуковой поток. Однако вопреки этой акустической сложности мы обычно воспринимаем отдельные, изолированные аудиальные события. Иными словами, как правило, мы слышим не какофонию звуков, источниками которых являются не связанные между собой различные объекты, а способны разобраться в них и идентифицировать различные звучащие объекты как отдельные события — мы перцептивно *анализируем* сложную аудиальную сцену и раскладываем ее на компоненты.

Чтобы оценить подобную возможность, представьте себе знакомую ситуацию, когда сразу говорят несколько человек. Несмотря на то что до нас одновременно доносится много слов, мы без труда следим за тем, что говорит каждый. Каким образом наша аудиальная система, будучи подвергнута одновременной стимуляции различными видами звуковой энергии, вычленяет из этой сложной смеси определенный акустический сигнал и «сосредоточивается» на нем? Иными словами, как аудиальная система анализирует сложную стимуляцию и решает, какие элементы этой стимуляции имеют один и тот же источник? Альберт Брегман, в течение многих лет изучавший это явление, назвал способность к восприятию сложной акустической стимуляции с точки зрения отдельных источников звуков **анализом аудиальной сцены** (Bregman, 1981, 1990; Rogers & Bregman, 1993). По мнению Брегмана (Bregman, 1993) и других авторов (Beauvois, 1998; Beauvois & Meddis, 1995), анализ аудиальной сцены выполняется акустическим аналогом гештальтистских орга-

низационных факторов (или факторов группирования) визуального восприятия (которые были описаны в главе 7 и к которым мы вновь обратились в этой главе, в подразделе, посвященном восприятию музыки).

Аудиальные потоки

Какие акустические свойства аудиальных стимулов способствуют их перцептивному группированию? Согласно представлениям об анализе аудиальной сцены, нам свойственна тенденция слышать **аудиальные потоки** — группы звуков, которые мы приписываем одному источнику, поскольку они обладают однородными отличительными признаками или имеют общие перцептивные характеристики. Следовательно, группы звуков, которые в течение какого-то времени остаются идентичными друг другу, например по высоте, громкости или тембру, скорее всего, будут приписаны одному источнику, объединены и восприняты как различные и изолированные друг от друга акустические события (Bregman et al., 1999). Например, в ситуации, когда в помещении одновременно ведется несколько бесед, каждая из них может иметь свой собственный акустический рисунок (с точки зрения высоты и громкости звуков), вследствие чего мы и слышим их как отличные друг от друга. В известной мере, причиной подобного явления может быть то, что каждый разговор происходит в определенной точке пространства и создает свой собственный паттерн высот и громкости.

Распознавание индивидуальных различий речевых паттернов различных людей тоже может влиять на перцептивное объединение звуков в отдельные, не связанные между собой акустические события. Как правило, манера говорить и голоса достаточно индивидуальны (акцент, построение фразы, интонации), и не представляет особого труда отличить одного оратора от другого, а затем и воспринимать то, что он говорит, как единый самостоятельный аудиальный поток (Nygaard et al., 1994). Зачастую, в самих условиях аудиальной стимуляции присутствуют некие отличительные признаки, по которым возможно группирование, в результате чего каждый разговор становится перцептивно самостоятельным событием. Иными словами, аудиальная система разделяет перцептивно аналогичные акустические события на самостоятельные аудиальные (звуковые) потоки.

Разделение аудиальных потоков. Представьте, что произойдет, если две простые знакомые мелодии исполняют одновременно, причем они не только звучат примерно в одной и той же тональности, но и имеет место последовательное чередование нот (Dowling, 1973; Dowling & Harwood, 1986; см. также Hartmann & Johnson, 1991), за первой нотой одной мелодии следует первая нота другой мелодии, за которой следует вторая нота первой мелодии и т. д. Перцептивным результатом прослушивания этой «мешанины» звуков будет бóльшая или меньшая путаница, и ни одна из мелодий не будет узнана.

Однако если мы постепенно изменим частотные компоненты каждой из мелодий таким образом, что, скажем, все ноты одной из них будут слышны как более высокие, чем ноты другой (но тональный хроматизм, или тональная связь между нотами каждой мелодии не изменится), обе мелодии предстанут в качестве двух перцептивно различимых потоков. Иными словами, благодаря тенденции перцептивно группировать ноты одинаковой высоты ряды чередующихся звуков объ-

единятся в высокий и низкий потоки — в перцептивно отличные друг от друга аудиальные события. Подобное разделение сложного акустического сигнала на отдельные аудиальные потоки называется **разделением аудиальных потоков** (Bregman, 1990; Bregman et al., 1999). Как правило, распознавание различий между высокими и низкими звуками облегчает объединение чередующихся тонов в два самостоятельных аудиальных потока.

Продолжительность звучания также может быть критерием разделения звуков на разные потоки, и чем больше одна серия звуков отличается по этому параметру от другой, тем легче происходит их разделение на отдельные потоки (Beauvois, 1998). Иными словами, звуки одной продолжительности кажутся «связанными друг с другом» и образуют единый аудиальный (звуковой) поток. Мы полагаем также, что такие факторы, как концентрация внимания, опыт и научение, тоже помогают нам в интерпретации, анализе и разделении сложных аудиальных сцен. Чтобы правильно оценить работу сердца или легких больного с помощью стетоскопа, врач должен прекрасно знать паттерны звуков, требующих особого внимания, и уметь отличать жизненно важные сигналы от постороннего шума. И последнее. Анализу аудиальной сцены благоприятствуют условия, способствующие точной локализации источника звука. Чем больше признаков имеется в распоряжении слушателя для того, чтобы отличить один звучащий объект от другого, тем более результативен выполненный им анализ аудиальной сцены. Некоторые свидетельства анекдотического характера позволяют предположить, что монауральные слушатели хуже справляются с задачей восприятия аудиальных потоков и разделения акустических событий, чем бинауральные (N. Schiffman, 1994). Короче говоря, основным помощником в анализе аудиальной сцены является способность к локализации звуков.

Голосовая коммуникация у животных

Хотя такой вид коммуникативной деятельности, как речь, присущ исключительно человеку, звуки, издаваемые многими животными, начиная от насекомых и кончая приматами (в том числе и земноводными, и птицами), могу использоваться в качестве средства внутривидового обмена информацией.

Паттерны коммуникативного поведения различных биологических видов в высшей степени индивидуальны и отличаются друг от друга как по способам воспроизведения звуков, так и по содержащейся в них информации. Например, такие насекомые, как цикады, зеленые кузнечики и сверчки (особенно самцы), используют звуковые сигналы, чтобы сообщать о своих «матримониальных» намерениях и поддерживать связь друг с другом. Птицы прибегают к помощи звуковых сигналов — к крикам или к пению — для таких разных целей, как защита территории, гнездование, выражение родительских чувств или установление и поддержание «супружеских уз». Так, северный пересмешник использует свой исключительно широкий певческий репертуар и мимикрию для привлечения брачного партнера. Одинокие самцы поют значительно чаще, чем их «семейные» товарищи. К тому же они и более активны: перелетая с места на место, они исполняют свои песни там, где обитают разные колонии, расширяя тем самым зону поиска подруги и увеличивая свой шанс найти ее (Breitwisch & Whitesides, 1987; Lewin, 1987).

Млекопитающие тоже широко используют вокализацию для внутривидового общения. В том, что естественный отбор благоприятствовал формированию функциональной системы голосового оповещения об опасности, нет ничего удивительного. Известно, что тревожными криками предупреждают друг друга о появлении хищника земляные белки (MacWhirter, 1992) и некоторые другие грызуны, например желтобрюхие сурки (Blumstein& Armitage, 1997; Blumstein et al, 1997) Многократно подтвержден и тот факт, что своим воем волки оповещают о принадлежности к определенному виду, местоположении и, возможно, о своем эмоциональном состоянии (Theberge, 1971). Голосовая коммуникация свойственна и их близким родственникам, собакам.

Звуки, издаваемые собаками

Стэнли Корэн, психолог-экспериментатор, а также заводчик собак и кинолог-инструктор, проанализировав издаваемые собаками звуки, пришел к выводу о том, что многие из них имеют совершенно конкретный смысл и их цель — сообщить об определенном событии (Coren, 1994). Собака издает много разных звуков, и Корэн обратил внимание на то, что низкие звуки, как правило, свидетельствуют об угрозе, злости и возможной агрессии. В большинстве случаев устойчивые, низкие звуки сигнализируют о поведении, которое последует за ними: например, лай предшествует нападению. Пронзительные, отрывистые звуки, такие как, например, визг, означают боль или страх. Скорость, с которой звуки издаются, может кардинальным образом изменить их смысл, и высокочастотное повизгивание может свидетельствовать об удовольствии или игривом настроении. В скорости, с которой издаются звуки, может также содержаться и определенный смысл: быстро повторяющиеся звуки свидетельствуют о возбуждении и сообщают «о неотложном деле»; продолжительный, жалобный вой означает потребность во внимании хозяина.

Звуки, издаваемые приматами

Приматы также издают сигналы, несущие определенную информацию, и обмениваются ими. Возможно, лучше других приматов изучены макаки-резус (Rowell, 1962). Автор описал совершенно определенные звуки, издаваемые макаками-резус и выражающие некоторые аспекты состояния животных в определенных условиях. Например, очень уверенное в себе животное, угрожая «нижестоящему» собрату, протяжно и весьма громко рычит. Признающий себя побежденным в схватке сообщает об этом пронзительным писком.

Доказано также и то, что некоторые виды обезьян, оповещая друг друга о появлении разных хищников — леопардов, орлов или питонов, издают акустически отличные друг от друга крики, сигнализирующие об опасности и называемые *ситуационно специфическими* криками (Seyforth et al., 1980). Изучение поведения обезьян в естественных условиях, в джунглях Кении, позволило автору сделать следующие выводы. О появлении леопардов они оповещают друг друга «короткими тональными криками, делая обычно несколько вдохов и выдохов», о появлении орлов — «низким, отрывистым ворчанием», а о появлении питонов — «визгливым "щебетом"». Более того, эти крики не только предупреждают об опасности, но и «со-

общают о том, что нужно делать», чтобы избежать ее. Когда магнитофонная запись этих тревожных криков была предъявлена обезьянам в отсутствие реального хищника, взрослые особи вели себя в полном соответствии с охотничьими повадками хищника, о появлении которого сообщала запись. Так, если обезьяны были на земле, то запись «леопардовой» тревоги заставляла их взбираться на деревья (при этом они становились менее уязвимыми для леопарда, обычно набрасывающегося на свою жертву из засады). Заслышав звуки, оповещавшие о приближении орла, обезьяны поднимали головы вверх и бежали в укрытие, а при звуках, означавших появление питона, — осматривали землю вокруг себя. Подобная реакция свидетельствует о том, что каждый из этих тревожных криков соответствует определенному типу опасности (см. также Hauser, 1997, 1999).

Интересно взглянуть на эволюцию языка с точки зрения голосовой коммуникации животных. Считается, что в развитии языка основную роль сыграл необычный интеллект, свойственный исключительно людям, т. е. что язык — это уникальный продукт человеческого интеллекта, а потому он доступен только людям (Lenneberg, 1967). Более того, оспаривалась точка зрения, согласно которой голосовой аппарат человека возник в результате эволюции структуры, аналогичной голосовому аппарату шимпанзе (Lieberman & Crelin, 1971; Lieberman et al., 1972). Исходя из описанных выше фактов, вполне можно предположить, что появление человеческого разговорного языка — результат длительной эволюции, которая включала трансформацию анатомической структуры через мутацию, последовательные изменения и естественный отбор и кульминацией которой явилась знакомая всем нам, но от этого не менее удивительная система голосовой коммуникации — речь.

Выводы

Эта глава посвящена преимущественно функциональному и смысловому аспектам аудиальной стимуляции и слуха, причем основное внимание мы уделили локализации звучащих объектов, а также восприятию музыки и речи. Мы начали с описания нейрофизиологических основ аудиальной системы и контролирующей роли мозга и отметили, что нейронный импульс, возникающий в левом ухе, преимущественно воспринимается аудиальной зоной правого полушария головного мозга, аналогично этому аудиальная зона левого полушария играет основную роль в обработке нейронных сигналов, посылаемых правым ухом. Мы также рассказали и о некоторых функциональных различиях полушарий, выявленных с помощью дихотического прослушивания.

Следующий раздел главы посвящен пространственному восприятию звуков — восприятию их удаленности и локализации — на базе монаурального, и особенно бинаурального, слуха. Как правило, основным монауральным признаком, с помощью которого слушатель определяет относительную удаленность источника звука, является интенсивность последнего. Свидетельством относительной удаленности движущегося источника звука может быть также и изменение высоты, происходящее благодаря эффекту Доплера. Однако точная локализация источника звука возможна только на основании бинауральных признаков. Мы описали такие бинауральные признаки, как интерауральные различия во времени (прибытия

звука. — *Примеч. пер.*) и в интенсивности, связав их с такими факторами, имеющими непосредственное отношение к локализации звука, как эффект предшествования, стереофоническое звуковосприятие, роль движений головы и ушной раковины, а также с эхолокацией у животных и человека.

Мы рассказали о том, что летучим мышам свойственна уникальная способность к локализации звуков, основанная на эхолокации и обусловленная тем, что в аудиальной зоне мозга летучей мыши имеются специальные нейроны, настроенные на восприятие временнóго интервала между импульсом и отраженным звуком. Рассматривая вопрос об эхолокационных возможностях человека, мы обратили основное внимание на способность активных незрячих людей избегать столкновений с препятствиями. Мы кратко остановились на таких аспектах этой проблемы, как роль раннего визуального опыта в развитии невизуальных пространственных способностей слепых и создание индивидуальной системы ориентации как навигационного средства для незрячих людей.

Рассказывая о восприятии музыки, мы старались привлечь внимание читателей к тому, что музыка — это опыт психологического переживания, зависящий от того, как слушатель воспринимает взаимосвязь музыкальных звуков (нот) в определенном контексте. Мы описали такие понятия и явления, непосредственно связанные с восприятием музыки, как основы записи музыки, абсолютный слух и соотношение октав. Исходя из представления об эквивалентности октав мы проанализировали высоту тона с помощью двухмерной шкалы, основанной на его высоте и тональном хроматизме.

Затем мы рассказали о такой форме музыкальной агнозии, как амузия. Амузия является следствием дисфункции определенной зоны височной доли, избирательно влияющей на способность распознавать мелодии или строй и никак не сказывающейся на других акустических способностях, например на способности локализовать источники звуков и воспринимать речь.

Мы пришли к выводу о том, что восприятие мелодий основано на распознавании определенных связей и неизменных глобальных отличительных признаках музыкального пассажа. Более конкретно эта мысль может быть выражена следующим образом: в основе восприятия музыки лежат свойственные слушателю тенденции, проистекающие из таких гештальтистских организационных факторов, как факторы близости, сходства, общей судьбы, замкнутости, а также из восприятия сочетания «фигура—фон». Раздел, посвященный восприятию музыки, завершается кратким описанием цветовой синестезии и обусловленных музыкальными впечатлениями цветовыми ассоциациями, а также общими рассуждениями о роли музыки.

Предпоследний раздел главы посвящен роли аудиальной системы в восприятии речи. Мы идентифицировали и проанализировали некоторые физические характеристики звуков, являющихся базовыми элементами речи, с точки зрения их роли в ее воспроизведении и восприятии, а также рассмотрели роль фонемы и спектограммы в восприятии речи. Восприятие речи отличается чрезвычайной устойчивостью по отношению к внешним воздействиям: смысл сказанного в определенной мере может быть понятен даже тогда, когда речь слышна на фоне постороннего шума или существенно искажена, например при удалении целых групп частот или при отсутствии некоторых звуков, фонем и т. д.

Мы также рассмотрели некоторые вопросы, принципиально важные для восприятия речи. Например, каким образом слушатель выделяет из вербальной стимуляции отдельные компоненты и извлекает из непрерывного звукового потока отдельные слова? Отвечая на этот вопрос, мы подчеркнули, что восприятию отдельных слов способствуют их знание и лингвистический контекст.

Затем мы перешли к рассмотрению вопроса о том, является ли речь уникальной формой аудиальной стимуляции, обработка которой требует специальной сенсорной модальности и механизмов. Мы описали несколько теорий и концепций, базирующихся на этой точке зрения. Начали мы с моторной теории речи, согласно которой восприятие речи базируется на знании моторики, вовлеченной в процесс воспроизведения речи. Идея об уникальности речи подтверждается также и категориальной перцепцией, феноменом, суть которого состоит в том, что легче отличить друг от друга две фонемы с разным временем, необходимым для возникновения звукового сигнала, такие, например, как [*b*] и [*p*], чем две формы одной и той же фонемы с одинаковым временем, необходимым для возникновения звукового сигнала (например, две фонемы [*bs*] и [*ps*]). Иными словами, слушателю легче различить два похожих звука, если они лежат по разные стороны фонетической границы.

Мы также рассмотрели некоторые нейрофизиологические доказательства фундаментального отличия речи от других звуков. Идея детекторов отличительных лингвистических признаков исходит из существования нейронов, «настроенных» исключительно на обработку информации, содержащейся в звуках человеческой речи. Сторонники существования специфической сенсорной модальности, предназначенной для восприятия речи, исходят из того, что этот процесс является результатом функционирования специальной нейронной структуры, в которой звуки, распознаваемые как речевые, подвергаются уникальным по своей сути обработке и анализу. Изложение подобной точки зрения привело нас к описанию двойственного восприятия, которое заключается в том, что звуковой сигнал способен одновременно воздействовать как на речевую, так и неречевую модальность. Предполагаемая уникальность речи подтверждается также и результатами нейрофизиологических исследований, в частности тем, что как в воспроизведении речи, так и в ее понимании участвуют специфические зоны мозга (центр Брока́ и центр Вернике).

Завершая этот раздел, мы рассмотрели вопрос о том, как визуальная стимуляция, например возможность видеть лицо говорящего и движения его губ, способствует восприятию речи. Мы пришли к выводу, что визуальные и аудиальные признаки взаимодействуют друг с другом и влияют на то, что мы слышим. Этот феномен носит название эффекта Мак-Гурка. Основной вывод, к которому мы пришли, завершая рассмотрение восприятия речи, заключается в следующем: вопрос о том, является ли речь специфической формой аудиальной стимуляции, требующей для обработки заключенной в ней информации некоего специального «процессора», остается открытым.

Затем мы обсудили тенденцию извлекать из сложной акустической стимуляции и слышать самостоятельные и не зависящие друг от друга источники звуков — аудиальные потоки. По своей перцептивной сути эта тенденция аудиальной системы, названная анализом аудиальной сцены, аналогична гештальтистским фак-

торам группирования, проявляющимся в визуальном восприятии Мы также рассмотрели отличительные признаки, способствующие извлечению из сложной аудиальной сцены отдельных звуков и их объединению в аудиальные потоки

Завершая главу, мы кратко рассказали о нелингвистической голосовой коммуникации у животных и описали типичные звуки, издаваемые собаками и приматами, которые могут иметь определенный смысл и сообщать об определенных событиях

Ключевые слова

Абсолютный, или идеальный, слух
Анализ аудиальной сцены
Аудиальные потоки
Бинауральные признаки
Бланкирование речи
Время, необходимое для возникновения звукового сигнала
Высота тона
Двойственное восприятие
Детекторы отличительных лингвистических признаков
Дихотическое прослушивание
Индивидуальная система ориентации
Интерауральное различие в интенсивности
Интерауральное различие во времени
Категориальная перцепция
Контекст
Контролирующая роль мозга
Метод селективной адаптации
Монауральные признаки
Моторная теория (восприятия речи)
Музыкальная агнозия (амузия)
Нейроны, настроенные на восприятие временнóго интервала между импульсом и отраженным звуком
Октава
Разделение аудиальных потоков
Речевая сенсорная модальность («процессор» речи)
Синестезия
Слуховая кора головного мозга
Сонар
Спектограмма
«Срезание частот»
Стереофоническое звуковосприятие
Тональный хроматизм
Тонатопическая организация
Ушная раковина
Фонема
Фонетическая граница
Форманта
Цветовая синестезия
Центр Брока́
Центр Вернике
Эквивалентность октав
Эффект восстановления фонемы
Эффект Доплера
Эффект Мак-Гурка
Эффект предшествования
Эхолокация

Вопросы для проверки усвоения материала

1. Опишите проводящий путь слухового анализатора (от уха до мозга) и расскажите о нейрофизиологической основе локализации звука
2. Докажите, что два полушария мозга функционируют по-разному. Какова роль дихотического слушания в обнаружении этих различий? В чем эти различия проявляются?
3. Перечислите монауральные и бинауральные признаки восприятия звуков Каким образом интерауральные различия во времени и интенсивности спо-

собствуют локализации звука? Как движения головы помогают правильно локализовать источник звука, находящийся на срединной плоскости?

4. Исходя из базовых принципов, лежащих в основе локализации звуков, опишите процедуру, с помощью которой можно разоблачить симулянта, утверждающего, что он глух на одно ухо. Какое значение имеет эта процедура для локализации звука и стереофонического звуковосприятия?
5. Какую роль в локализации звуков играет ушная раковина?
6. Что такое эхолокация и как ее используют разные биологические виды? Что свидетельствует в пользу способности человека к эхолокации?
7. Какую роль в восприятии пространства незрячими людьми играют различные звуки и их эхо? Какие аспекты аудиальной стимуляции наиболее информативны для локализации источника звука? Каким образом ранний визуальный опыт может помочь слепым людям в невизуальном восприятии пространства?
8. Чем звуки музыки отличаются от других звуков? Какие тональные свойства и акустические параметры определяют восприятие последовательности звуков в качестве музыки?
9. Расскажите о том, как обозначаются музыкальные звуки. Какую роль в восприятии музыки играет соотношение октав? Почему высота музыкальных звуков оценивается как с точки зрения их высоты, так и с точки зрения тонального хроматизма?
10. Чем уникальна мелодия? Почему мелодии остаются практически неизменными, даже будучи траспонированными в другую тональность? Какие глобальные отличительные признаки мелодии и гештальтистские факторы группирования участвуют в восприятии мелодий? Как с точки зрения этих факторов можно охарактеризовать амузию?
11. Что такое цветовая синестезия? Как можно ее продемонстрировать?
12. Расскажите о том, как устроен голосовой аппарат человека, и о том, как он функционирует в процессе воспроизведения речи. Каковы физические диапазоны речевых звуков? Что называется фундаментальными речевыми единицами? Какую роль в восприятии речи играют фонемы, а также гласные и согласные звуки?
13. Что такое спектограмма? Какие выводы относительно связи между потоком акустической энергии и восприятием речи могут быть сделаны на основании спектограммы? Какие трудности возникают при попытке описать речь только на основании ее физических параметров? Почему?
14. Расскажите о восприятии речи, в которой присутствуют акустические искажения. Как происходит восприятие речи, из которой удалены некоторые частоты (явление «срезание частот»)? Как воспринимается речь, в которой отсутствуют некоторые звуки? Что такое бланкирование речи?
15. Расскажите о лингвистическом контексте, в котором звуки воспринимаются как речь. Что такое эффект фонемического восстановления? Почему знакомство со звуками данного языка способствует восприятию слов?

16. Расскажите о гипотезе, суть которой заключается в том, что речь — это специфическая форма сложной аудиальной стимуляции, отличная от всех прочих форм подобной стимуляции. Приведите примеры, подтверждающие и опровергающие эту гипотезу.
17. Как моторная теория восприятия речи соотносится с предположением о том, что речь является специфической формой стимуляции? Рассмотрите категориальную перцепцию с точки зрения уникальности речевой стимуляции.
18. Что такое детекторы отличительных лингвистических признаков? Каким образом селективная адаптация подтверждает справедливость предположения о существовании детекторов отличительных лингвистических признаков? С какими проблемами сталкиваются сторонники существования этих детекторов при объяснении восприятия речи?
19. Помня о таком явлении, как двойственное восприятие, опишите речевую перцептивную модальность. В чем она может проявляться?
20. Какие зоны мозга принимают непосредственное участие в обработке информации, которую несет в себе речь?
21. Что такое эффект Мак-Гурка? О каком вкладе визуальной информации в восприятие речи он свидетельствует?
22. Что такое анализ аудиальной сцены? Что такое аудиальные потоки? Чему способствует разделение потоков?
23. Расскажите о гипотезе, суть которой заключается в том, что аудиальная коммуникация свойственна не только людям. Какое поведение и какие внешние события более других свидетельствуют о наличии у животных определенных форм коммуникаций?

ГЛАВА 15

Равновесие и ориентация в пространстве

Все перемещающиеся в пространстве живые существа должны сохранять определенную ориентацию по отношению к окружающим их объектам, следствием чего и стало появление в ходе эволюции специальных механизмов — вестибулярных органов, органов чувств, воспринимающих изменения положения головы и тела в пространстве, а также направление движения. В этой главе будут описаны механизмы и некоторые явления, определяющие общие закономерности пространственной ориентации тела.

С точки зрения нашего сознательного восприятия, ощущения, вызываемые функционированием ориентационной системы, уникальны. В отличие от ощущений, вызываемых визуальными, аудиальными, тактильными и вкусовыми стимулами, а также запахами, ощущения, связанные с деятельностью ориентационной системы и управляющие движениями тела, не воспринимаются и, как правило, не замечаются нами. Это утверждение не вполне справедливо, ибо в определенных ситуациях мы все-таки осознаем собственные движения. Познакомившись с содержанием этой главы, читатель узнает о существовании необычных условий движения и ориентации, к «побочным продуктам» которых относятся такие весьма сильные неприятные ощущения, как головокружение и тошнота, которые, конечно же, не остаются незамеченными нами. Однако даже в подобных ситуациях ответная реакция на эту анормальную стимуляцию наступает автоматически, без контроля со стороны нашего сознания.

Несмотря на то что мы редко осознаем ориентационную информацию, ориентация очень важна. Ей принадлежит решающая роль при выполнении большинства движений, связанных с изменением положения тела, в частности при поддержании равновесия и положения тела (позы), рефлекторном сохранении направления взгляда при движениях головы и при координации движений тела относительно окружающего пространства.

Рецепторы ориентации

Сенсорные органы, «ответственные» за слух и общую ориентацию индивидуума в пространстве, имеют общую эволюционную историю и тесную анатомическую связь. Признано, что орган слуха — улитка — образовался в результате эволюции сенсорных структур, обеспечивающих поддержание общего равновесия тела. Одновременно полагают, что сенсорные органы и рецепторы, воспринимающие информацию об ориентации тела (а в случае позвоночных — и аудиальную стимуляцию), в свою очередь, возникли в ходе эволюции из примитивных сенсорных органов, расположенных в заполненных жидкостью углублениях в коже морских животных (называемых *латеральной линией* и кратко описанных в конце этой главы). Эти углубления были связаны с сенсорными клетками, или *ресничками,* чувствительными к механическому воздействию вообще, и в первую очередь — к движению и колебанию жидкости, заполняющей углубления. В ходе эволюции животных, движения которых постепенно усложнялись, эти углубления и связанные с ними чувствительные клетки и рецепторы стали функционировать более избирательно и из них сформировались костные полости внутреннего уха млекопитающих (иногда называемые *лабиринтом*).

Не исключено, что универсальным взаимодействием между всеми животными и окружающим миром является *гравитация.* Органы и рецепторы, чувствительные к гравитации, сформировались в ходе эволюции одними из первых. Они присутствуют у всех биологических видов, и принцип их действия одинаков. Детекторы гравитации активизируются под воздействием механической стимуляции, в связи с чем они и называются **механорецепторами**. Не исключено, что простейшие механорецепторы, являющиеся органами равновесия беспозвоночных животных и называемые **статоцистами** (от греческих слов *statos* — стационарный и *kystis* —

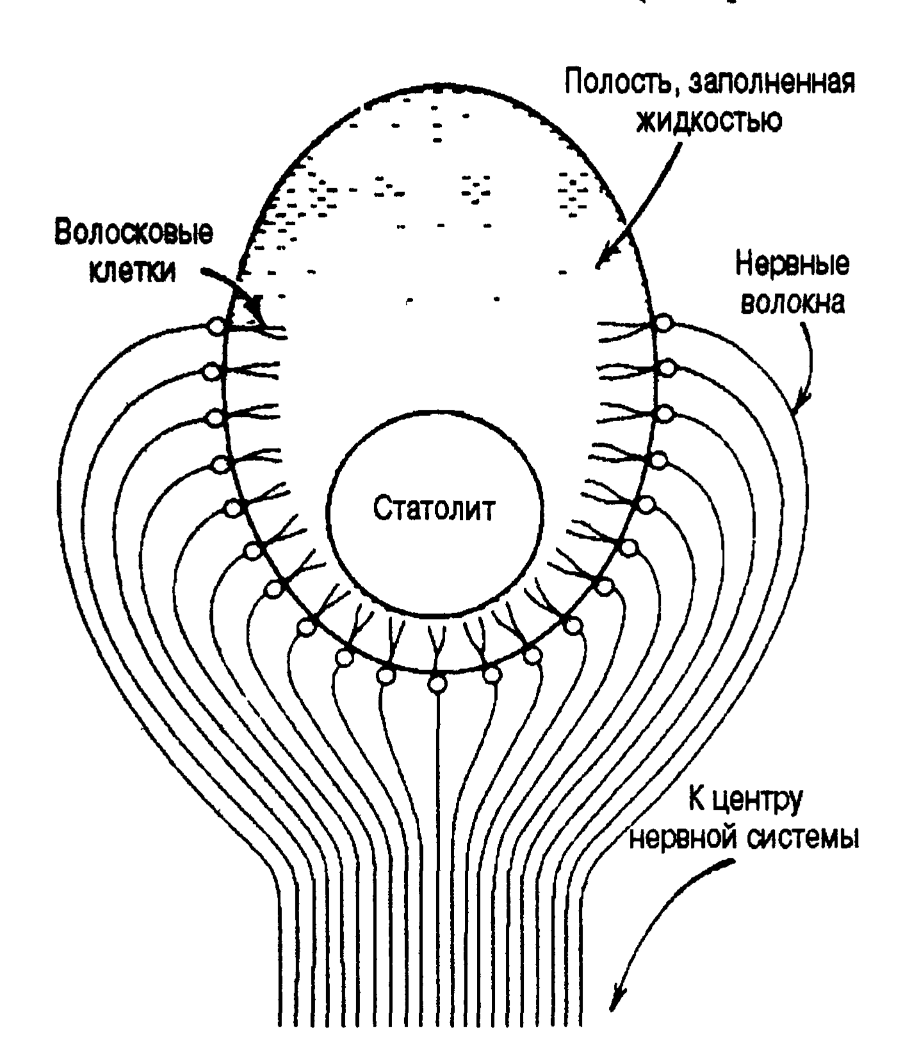
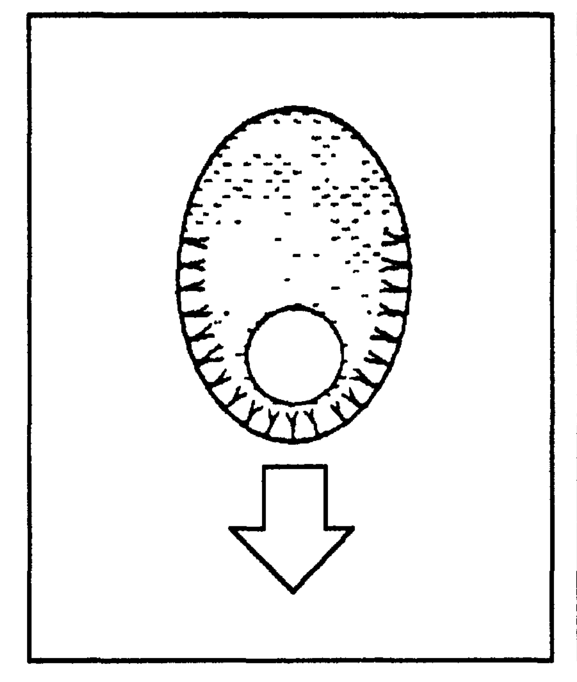


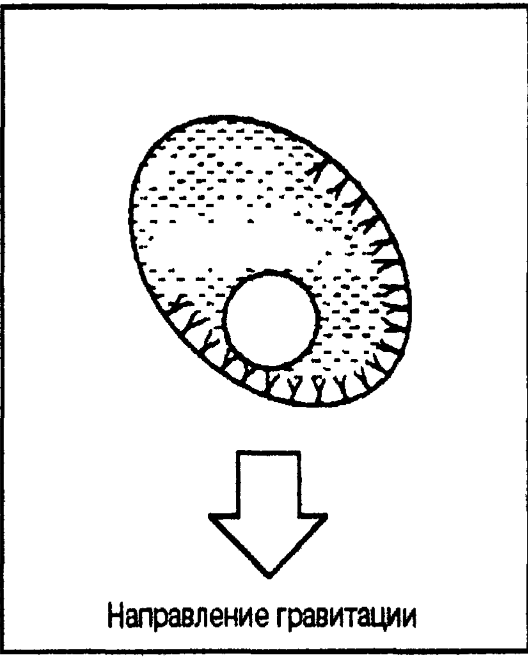
Рис. 15.1. Упрощенная схема полости статоциста, статолита, волосковых клеток (рецепторов) и нервных волокон

пузырь), представляют собой первые специализированные органы, развившиеся в ходе эволюции животного мира. Хотя статоцисты разных видов животных функционируют по-разному, действие их главных сенсорных структур основано на одном и том же базовом принципе. Статоцист представляет собой заполненную жидкостью полость, связанную с внутренней мембраной рецепторной ткани, содержащей волосковые клетки. Внутри статоциста находятся мельчайшие, свободно перемещающиеся частички, называемые **статолитами** (от греческого слова *lith*, что значит «камень») (рис. 15.1). Статолиты тяжелее жидкости, содержащейся в полости статоциста, и относительно свободно перемещаются в ней. Если тело совершает прямолинейное движение, то благодаря инерции и гравитации статолиты смещаются относительно мембраны рецепторной ткани, связанной с волосковыми клетками (рис. 15.2). Следовательно, статолиты реагируют на гравитацию и на движение тела по прямой, т. е. на движение вверх-вниз, вперед-назад, вправо-влево, и, смещаясь, оказывают при этом давление на особые рецепторы — волосковые клетки, связанные с внутренней мембраной.

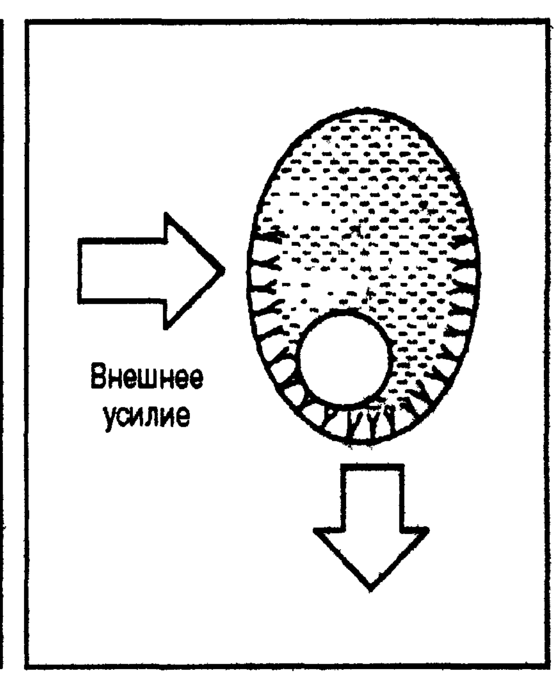
Хорошей иллюстрацией общего принципа, лежащего в основе реакции статоциста на прямолинейное движение, гравитацию и инерцию, является лангуст — представитель отряда десятиногих ракообразных. Лангуст регулярно линяет, т. е. меняет свой покров и содержимое своего статоциста. Одновременно происходит и замена статолитов, которыми у лангуста служат мельчайшие песчинки. По окончании линьки лангуст клешнями закладывает новые статолиты в новый статоцист. Подобно другим статолитам, песчинки во время перемещения лангуста реагируют на силу инерции, стимулируя тем самым сенсорные клетки. Однако лангуст, помещенный в лабораторию, где нет песка и где заменить статолиты нечем, кроме железного порошка, воспользуется им. Если после такой процедуры привести в движение магнит, расположенный над головой лангуста, металлические статоли-



Положение покоя, отсутствие внешнего усилия



Наклон, отсутствие внешнего усилия



Ускорение, направленное вправо

Рис. 15.2. Статоцист (три положения)

Под влиянием движения статолит стимулирует различные волосковые клетки, регистрируя таким образом изменения положения и линейное ускорение

ты будут смещаться вслед за магнитом, а лангуст будет менять положение своего тела таким образом, чтобы оно соответствовало положению металлического порошка. Этот классический эксперимент выполнен в 1893 г. Крейделем (см. Howard, 1982).

Статоцистам и статолитам позвоночных присущи те же самые структурно-анатомические особенности и механизм функционирования. Детекторы гравитации позвоночных называются **отоцистами** (от греческого слова *oto* — ухо), а содержащиеся в полости отоциста подвижные мелкие частички, реагирующие на прямолинейное движение и на гравитацию так же, как статолиты, — **отолитами** (буквально — «ушными камнями»).

Ориентационная система млекопитающих

Органами млекопитающих, предназначенными для восприятия ориентационной информации, являются взаимосвязанные и функционирующие в качестве рецепторов *сферический мешочек, эллиптический мешочек* (*маточка*) и *полукружные каналы.*

Сферический и эллиптический мешочки

Свидетельством усовершенствования функционирования отоциста млекопитающих в результате эволюции являются структуры, которые все вместе называются **вестибулярными органами** (рис. 15.3 и 15.4): **сферический мешочек, эллиптический мешочек** (от латинского слова *utriculus*, что значит «маленькая полость»)

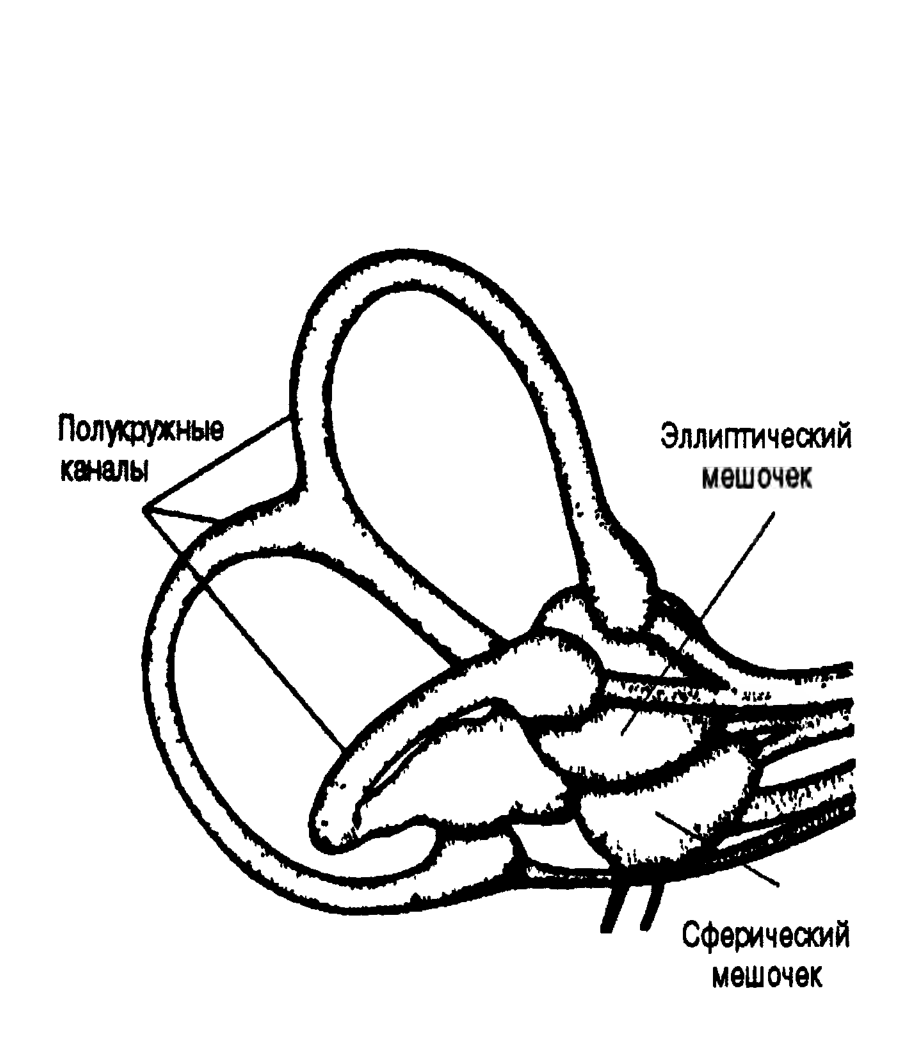


Рис. 15.3. Вестибулярные органы человека. (*Источник*: Mueller, 1965)

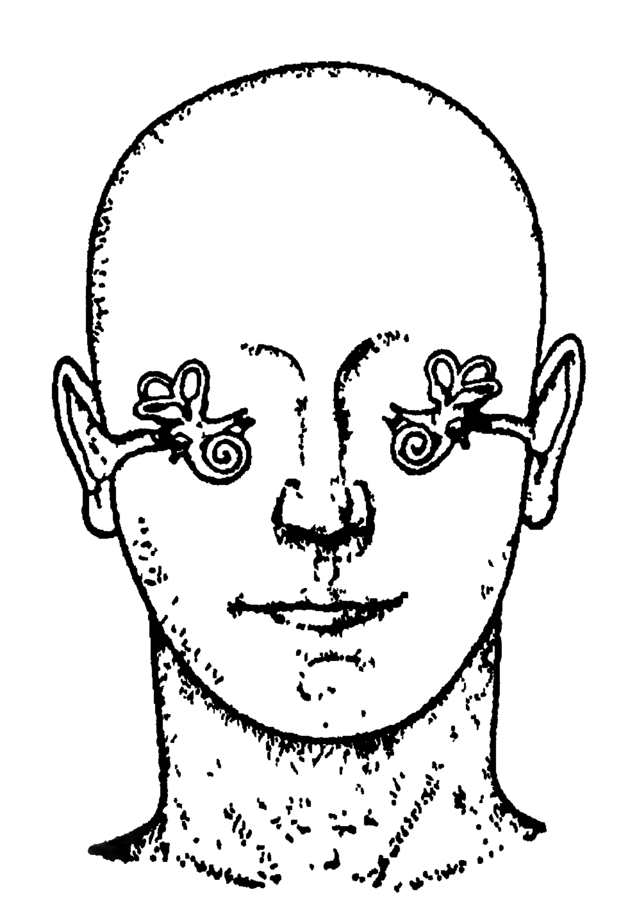


Рис. 15.4. Схематическое изображение положения вестибулярных органов в голове. Для большей наглядности вестибулярные органы увеличены в размере и латерально смещены. (*Источник*: Krech & Crutchfield, 1958)

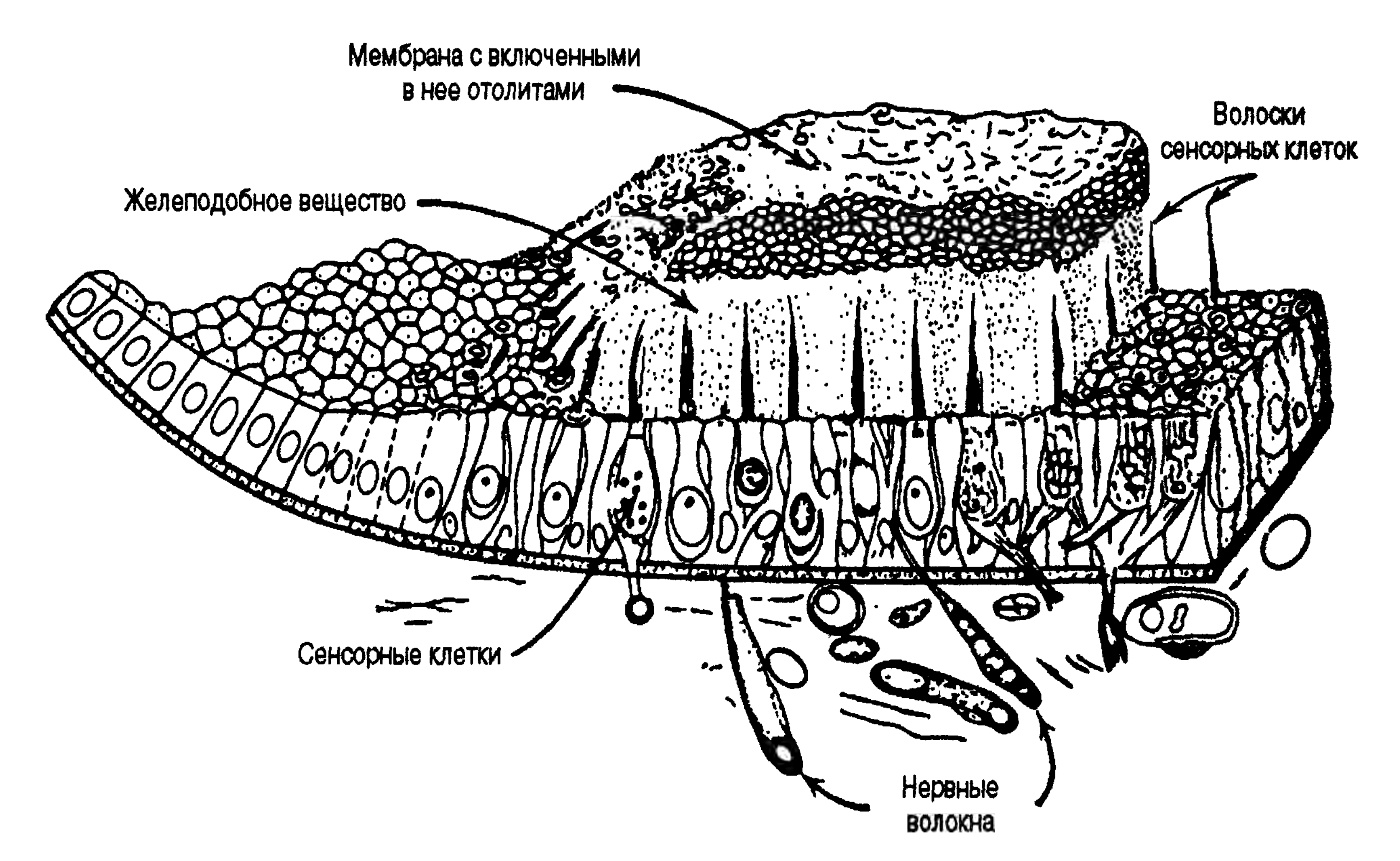


Рис. 15.5. Строение макулы отоциста (в разрезе)

и **полукружные каналы**, которые будут описаны ниже. (Связь вестибулярных органов с внутренним ухом представлена на рис. 12.10 главы 12.)

Перепончатые сферический и эллиптический мешочки заполнены жидкостью и играют роль отоцистов. На внутренних чувствительных рецепторных поверхностях обоих мешочков — и сферического, и эллиптического — находятся пятна, называемые *макулами*. Как следует из рис. 15.5, макулы образованы чувствительными волосковыми клетками, которые включены во внутренние поверхности мешочков. По данным Говарда (Howard, 1986), в состав макулы эллиптического мешочка входит около 33 000, а в состав макулы сферического мешочка — около 19 000 волосковых клеток и с возрастом их число возрастает (Johnsson & Hawkins, 1972). Чувствительные волосковые клетки, или реснички, поверхности макулы иннервируют нервные волокна, связанные с разными зонами мозга, и прежде всего с *мозжечком* — частью ствола головного мозга, играющего основную роль в поддержании равновесия тела и в координации движений.

Отолиты сферического и эллиптического мешочков непрочно связаны с желеобразным веществом, лежащим на поверхности макул. Отолиты представляют собой плотные кристаллы карбоната кальция. По данным Паркера, их плотность в три раза превышает плотность воды (Parker, 1980). Принцип действия отолитов таков: под их воздействием волосковые клетки наклоняются, причем направление и степень их наклона определяются направлением и степенью линейного смещения тела и его положением относительно гравитации. Считается, что когда тело поднимается вверх или опускается вниз по прямой с линейным ускорением, т. е. *с непостоянной* скоростью, или когда наклоняется голова, волосковые клетки наклоняются под действием силы инерции отолитов, и в связанных с ними в нервных волокнах возникает потенциал действия. Сферический и эллиптический мешоч-

ки расположены таким образом, что отолиты первого реагируют на движение тела по вертикали (вверх и вниз), а отолиты второго — на прямолинейное движение по горизонтали. Однако и те и другие стимулируются гравитацией.

Полукружные каналы

Функции сферического и эллиптического мешочков частично совпадают с функциями второго динамичного вестибулярного органа, основное назначение которого — регистрировать направление и интенсивность вращательного движения, или *ускорения вращения*. В ходе эволюции у большинства позвоночных, начиная с рыб, сформировались специализированные структуры, реагирующие на ускоренное вращательное движение и называемые **полукружными каналами**. Полукружные каналы представляют собой заполненные жидкостью дугообразные трубки, расположенные в трех взаимно перпендикулярных плоскостях (рис. 15.6). Вместе полукружные каналы образуют пространственную систему координат, с которой соотносится вращательное движение тела. Иными словами, поскольку три полукружных канала лежат в разных плоскостях, они фиксируют все повороты головы в трехмерном пространстве, в каком бы направлении они ни совершались.

Каждый канал у основания несколько расширяется, образуя некое подобие сферической, заполненной жидкостью камеры, которая называется *ампулой* и содержит вестибулярные сенсорные рецепторы (рис. 15.7). В каждой ампуле находится сенсорная структура, имеющая форму языка и называемая *куполом* Купол образован волосками вестибулярного нерва и заключен в особое студенистое вещество (рис. 15.8). Купол располагается на зафиксированном основании, называемом *ампулярным гребешком* и содержащем сенсорные волосковые клетки и волокна вестибулярного нерва. Однако купол свободно раскачивается в ампуле, изменяя свое положение при смещении содержащейся в канале жидкости, что отчасти напоми-

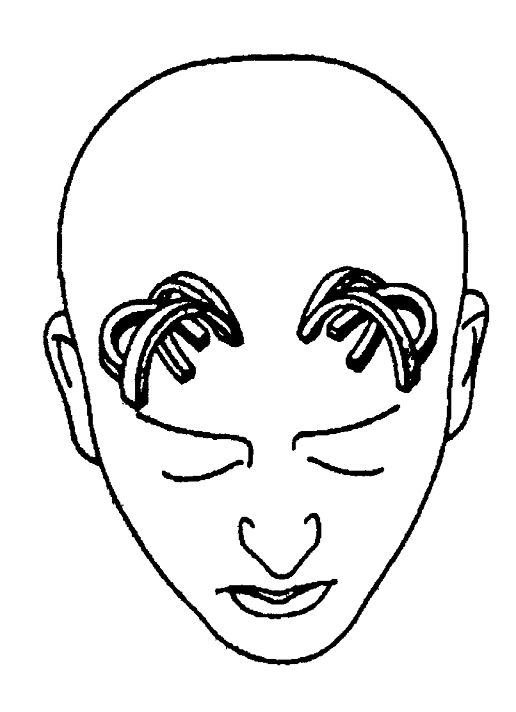


Рис. 15.6. Полукружные каналы (схематическое изображение)

Каналы расположены в трех взаимно перпендикулярных плоскостях (*Источник*: Mueller, 1965)

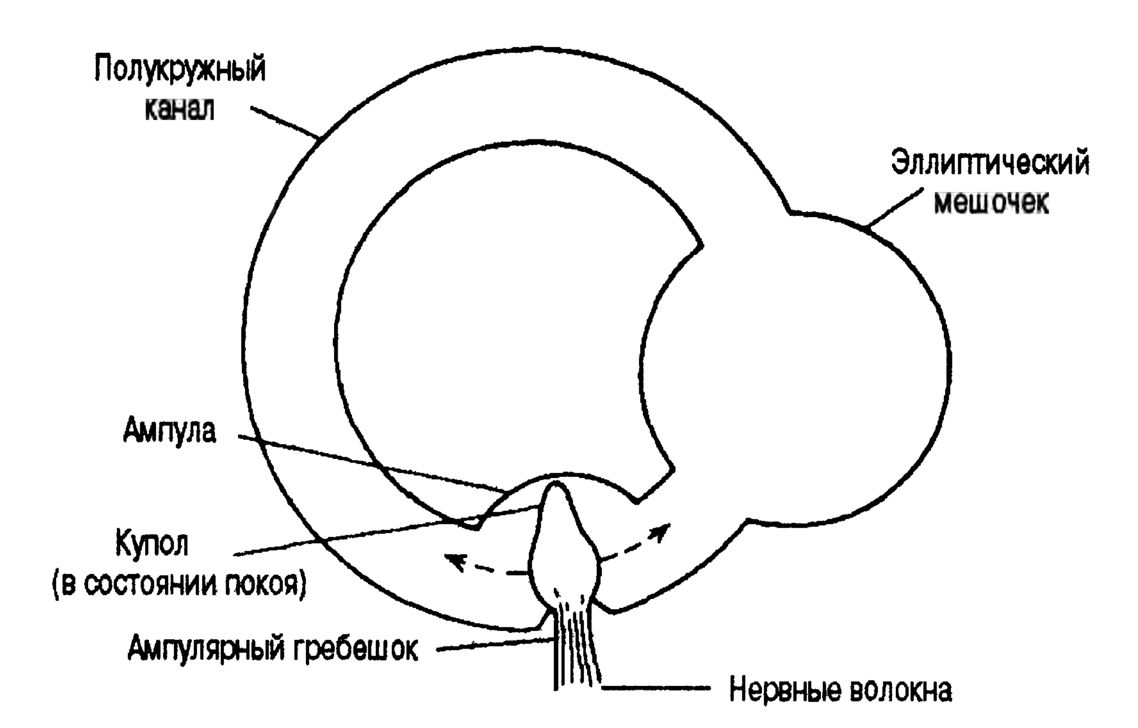


Рис. 15.7. Схематическое изображение полукружного канала с ампулой, куполом и ампулярным гребешком

Пунктирными стрелками показано потенциально возможное отклонение ампулярного гребешка, вызванное смещением эндолимфы при том или ином повороте головы

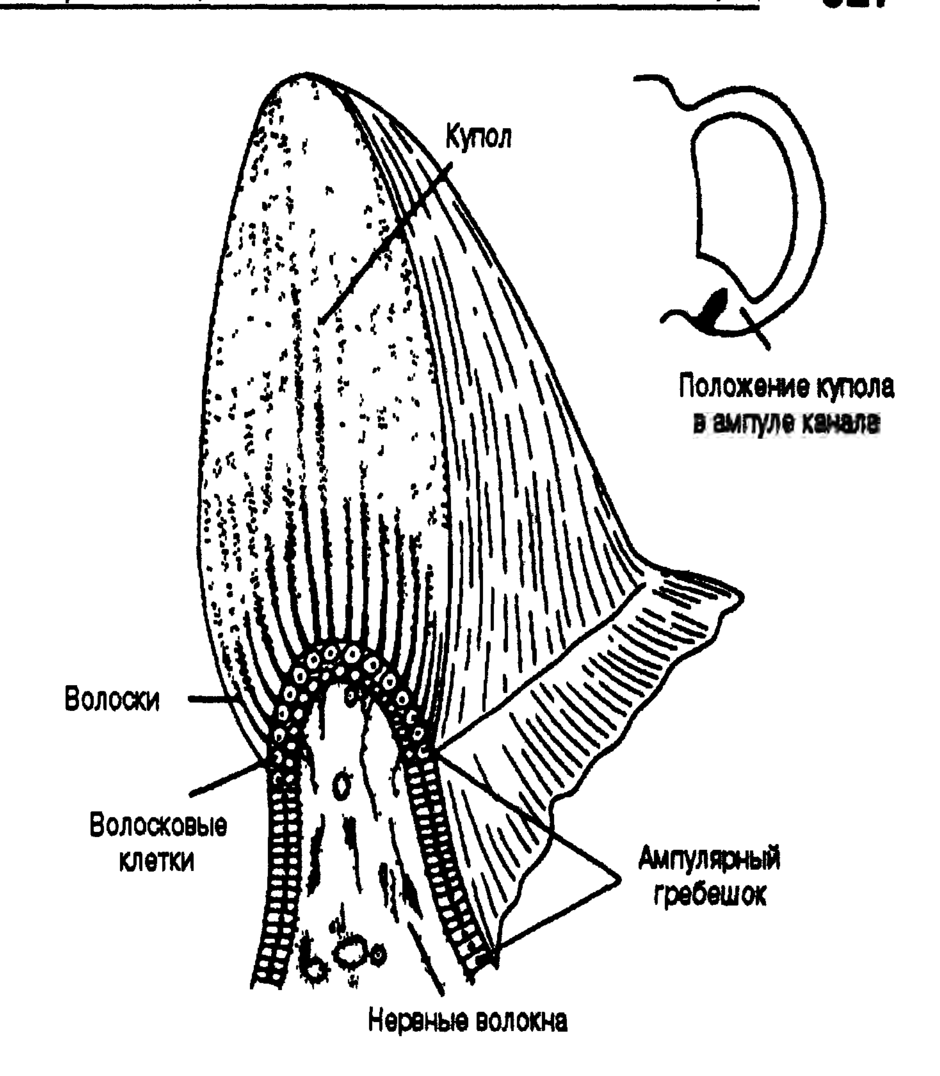


Рис. 15.8. Схематическое изображение купола (в разрезе)

На схеме показаны волоски и клетки, лежащие на основании купола (ампулярный гребешок). В правом углу помещен небольшой рисунок, показывающий положение ампулы в полукружном канале

нает движение пузырьков в уровне, или нивелире, — инструменте, которым пользуются плотники. Движение ампулярного гребешка того или иного полукружного канала стимулирует находящиеся в нем волосковые клетки, которые и передают в мозг импульсы, содержащие информацию о природе движения.

На рис. 15.9 представлено изменение положения купола и ампулярного гребешка одного полукружного канала при повороте головы на определенный угол.

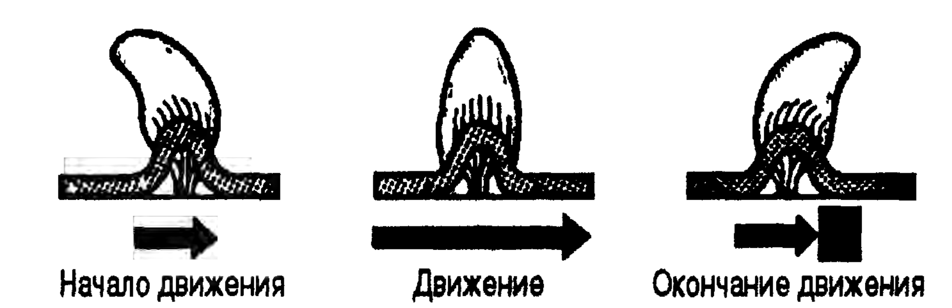


Рис. 15.9. Изменение положения купола и ампулярного гребешка при повороте головы (схематическое изображение)

Когда голова начинает движение, жидкость, заполняющая ампулу, вначале «откатывается» назад, наклоняя купол и волоски (*hair tufts*) ампулярного гребешка в направлении, противоположном направлению движения головы. В процессе движения ампулярная жидкость и купол двигаются с той же скоростью, с какой поворачивается голова В результате волоски ампулярного гребешка приходят в вертикальное положение (такое случается и тогда, когда голова находится в покое). При постоянстве направления и скорости движения головы купол и волоски ампулярного гребешка остаются в вертикальном положении. Однако когда движение прекращается, сила инерции ампулярной жидкости увлекает купол вперед и волоски ампулярного гребешка тоже наклоняются вперед. Таким образом, начало и окончание движения вызывают смещение жидкости, содержащейся в полукружных каналах, что, в свою очередь, приводит к изменению положения купола, деформации волосков ампулярного гребешка и к стимуляции волосковых клеток последнего Что же касается движения с постоянной скоростью, то оно, как следует из среднего рисунка, не вызывает никакого смещения жидкости и не сопровождается возникновением нервных импульсов (*Источник*: Krech & Crutchfield, 1958)

Циркулирующая в полукружном канале жидкость при этом смещается, в результате чего создается давление, вызывающее наклон купола, пропорциональное повороту головы. Угловое ускорение приводит к определенному смещению купола (и к стимуляции волосковых рецепторных клеток каждого канала), которое может быть разложено на его пространственные компоненты. Когда движение прекращается или выходит на стационарный режим, смещение «отменяется» и купол возвращается в свое нормальное положение. Что же касается гравитации и прямолинейного движения, то в отличие от вращательного они мало влияют на купол.

Вестибулярная стимуляция

Система ориентации возникла в ходе эволюции как адаптация к условиям, с которыми постоянно сталкиваются животные, и прежде всего — к активному движению, а также, возможно, и к эпизодическим пассивным движениям. Поэтому не приходится удивляться тому, что она не очень хорошо приспособлена к таким пространственным условиям, которые либо крайне редки, либо вовсе отсутствуют в природе. Так, вестибулярная система не реагирует на длительное пассивное движение, скорость которого постоянна. Если скорость движения постоянна, что характерно для таких транспортных средств, как поезда, самолеты и лифты, то движение не воспринимается. Этот феномен объясняется тем, что при пассивном движении, совершаемом с постоянной скоростью, вестибулярные жидкости, отолиты и рецепторы вскоре начинают перемещаться с той же самой скоростью; сила инерции и гравитация преодолеваются, и не происходит никакого смещения одних компонентов вестибулярного аппарата относительно других. Результатом является отсутствие стимуляции, достаточной для распознавания самого факта движения.

Вестибулярные рецепторы реагируют только на ускорение или замедление, т. е. *на изменение скорости движения*. Иными словами, вестибулярные органы приспособлены для распознавания «стартов и финишей», а также изменений движения и *не приспособлены к распознаванию движения, совершаемого с постоянной скоростью.*

Хотя движения головы и являются адекватными стимулами для вестибулярных органов, лабораторными исследованиями установлено, что их рецепторы реагируют также и на электрическую, механическую, химическую и даже на термическую стимуляцию. Например, поскольку вестибулярные органы являются внутренними органами и их температура постоянна, их стимулирует орошение наружного слухового прохода водой, более теплой или более холодной, чем стенки самого канала (обычно используется более холодная вода). Начинающийся теплообмен легко передается вестибулярным органам, и прежде всего — жидкости, заполняющей полукружные каналы. Нагревание или охлаждение этой жидкости сначала вызывает соответственно ее расширение или сжатие, а затем и движение вверх или вниз, что вызывает отклонение купола от вертикального положения (Wendt, 1951). Такое смещение купола вызывает кратковременное ощущение движения тела, способное даже вызвать рефлекторное движение глаз и изменение положения головы, хотя визуальная сцена и осталась неизменной.

Вестибулярный нистагм и вестибуло-окулярные движения глаз

Возбуждение от вестибулярных рецепторов передается нижним центрам головного мозга (т. е. мозжечку), от которых отходят двигательные нервные волокна к шее, туловищу и конечностям, а также окуломоторные (глазодвигательные) мышцы (рис. 3.15). В свете рассматриваемой нами проблемы нас в данный момент более всего интересует связь между положением тела и паттернами движений глаз. Когда человек вертится вокруг своей оси, возникающая при этом стимуляция полукружных каналов создает паттерны ритмичных и рефлекторных движений глаз. Во время ускорения взгляд медленно смещается в направлении, обратном направлению вращения, и быстро возвращается обратно; во время замедления вращения — направление движения глаз изменяется на противоположное. Эти ритмичные, рефлекторные движения глаз, совершаемые в ответ на стимуляцию полукружных каналов вращением тела, называются **вестибулярным нистагмом** (от греческого слова *nystagmos* — дремота. — *Примеч. пер.*). Вестибулярный нистагм представляет собой фундаментальную реакцию на вращение, свойственную всем без исключения позвоночным, имеющим подвижные глаза; он также ярко выражен у новорожденных младенцев (Howard, 1986).

Вестибулярная стимуляция вызывает также и движения глаз, благодаря чему мы продолжаем воспринимать стабильную визуальную обстановку. Когда мы перемещаемся в пространстве, наши головы находятся в постоянном движении. Чтобы при этом мы продолжали воспринимать стабильную и неизменную визуальную обстановку, наши глаза тоже совершают движения, соответствующие этим движениям головы. Выше, в главе 4, мы уже говорили о том, что **вестибуло-окулярные движения глаз** помогают стабилизировать зрение, поскольку координируют положение глаз и головы. Это происходит благодаря сложной рефлекторной системе, которая плавно, без усилий, автоматически компенсирует каждое движение головы равным ему по интенсивности и противоположным по направлению движением глаз. Так, если вы станете рассматривать какой-либо объект, поворачивая голову вправо, ваши глаза автоматически совершат движение влево. В результате сетчаточное изображение объекта остается неизменным.

Иллюзии движения, возникающие под воздействием визуальной стимуляции

Самодвижение. Порой наблюдателям кажется, что они двигаются, хотя на самом деле они находятся в покое, а двигается то, что находится в поле их зрения. Едва ли не самым распространенным примером подобной иллюзии собственного движения, возникающей под влиянием визуальной сцены и называемой **самодвижением** (*self-vecion* или просто *vection*), является ситуация, когда наблюдатель смотрит из окна стоящего поезда и поле его зрения ограничено проходящим мимо составом. В данном случае наблюдателю кажется, что двигается его поезд. Эта иллюзия проявляется особенно сильно, если смотреть на проходящий мимо состав боковым зрением. В данном случае имеет место неоднозначная визуальная стимуляция, но нет никакой вестибулярной стимуляции, которая свидетельствовала бы о движении. Иными словами, не имея достаточно вестибулярной информации

и полагаясь исключительно на зрение, наблюдатель может принять за движущийся *любой* из поездов. Однако базовая тенденция заключается в восприятии стабильной и неизменной визуальной обстановки, и именно поэтому наблюдатель обычно воспринимает то, что находится в поле его зрения, как неподвижное, и чувствует, что едет тот поезд, в котором он находится.

В подобной неоднозначной ситуации для находящегося в покое наблюдателя *вся* визуальная сцена, воспринимаемая им из окна и ограниченная едущим мимо поездом, кажется находящейся в движении. Эта глобальная движущаяся визуальная сцена представляет собой имитацию того, что мы обычно видим, двигаясь в окружении неподвижных объектов. Иными словами, мы обычно видим перемещение *всей* визуальной сцены *только* в тех случаях, когда действительно двигаемся относительно неподвижных объектов (Nakamura & Shimojo, 1999). Следовательно, в неоднозначных ситуациях, когда зрение «говорит» нам о движении того, что нас окружает, мы небезосновательно, но ошибочно приписываем движение самим себе и ощущаем собственное движение.

Постуральное влияние. Эксперименты, в которых воспроизводятся условия, аналогичные тем, которые вызывают ощущение собственного движения, иллюстрируют роль непреодолимой власти зрения в иллюзии движения тела и в контроле над позой. Ли и его коллеги наблюдали, как их испытуемые, помещенные в освещенные комнаты-коробки с раскачивающимися взад-вперед стенами и потолком, начинали раскачиваться в такт (Lee & Aronson, 1974; Lishman & Lee, 1973). Как показано на рис. 15.10, движение визуальной сцены, воспринимаемое человеком, навязывает ему компенсаторную постуральную «настройку», или **постуральное влияние (неустойчивость позы)**, направление которой совпадает с направлением движения комнаты.

Экспериментальное подтверждение

Роль зрения в поддержании равновесия

Такие явления, как самодвижение и постуральное влияние, подчеркивают роль зрения в ориентации тела в пространстве. То, что зрение играет решающую роль в поддержании стабильной позы и баланса, очень легко доказывается. Стоя на одной ноге, согните вторую ногу в колене и поднимите ее так, чтобы колено оказалось на уровне талии. С открытыми глазами вы, скорее всего, выполните это упражнение без всякого труда. Но закрыв глаза, вы буквально через несколько секунд почувствуете, как вам трудно удерживать равновесие. Этот простой эксперимент показывает, какую роль в нашей способности постоянно и без проблем «настраивать» мышцы на поддержание равновесия играет зрительная система.

Интересно отметить, что постуральное влияние и трудность поддержания равновесия в описанном выше опыте, являющиеся следствием отсутствия визуальной информации, могут быть легко уменьшены стоит лишь положить палец на устойчивую поверхность. Это свидетельствует о роли тактильной стимуляции в поддержании вертикального положения тела (Jeka & Lackner, 1994).

Это вполне понятно, ибо раскачивающаяся комната — это полный аналог оптической стимуляции, которая обычно возникает, если человек раскачивается взад-вперед. Следовательно, в том опыте, в котором стены и потолок надвигались

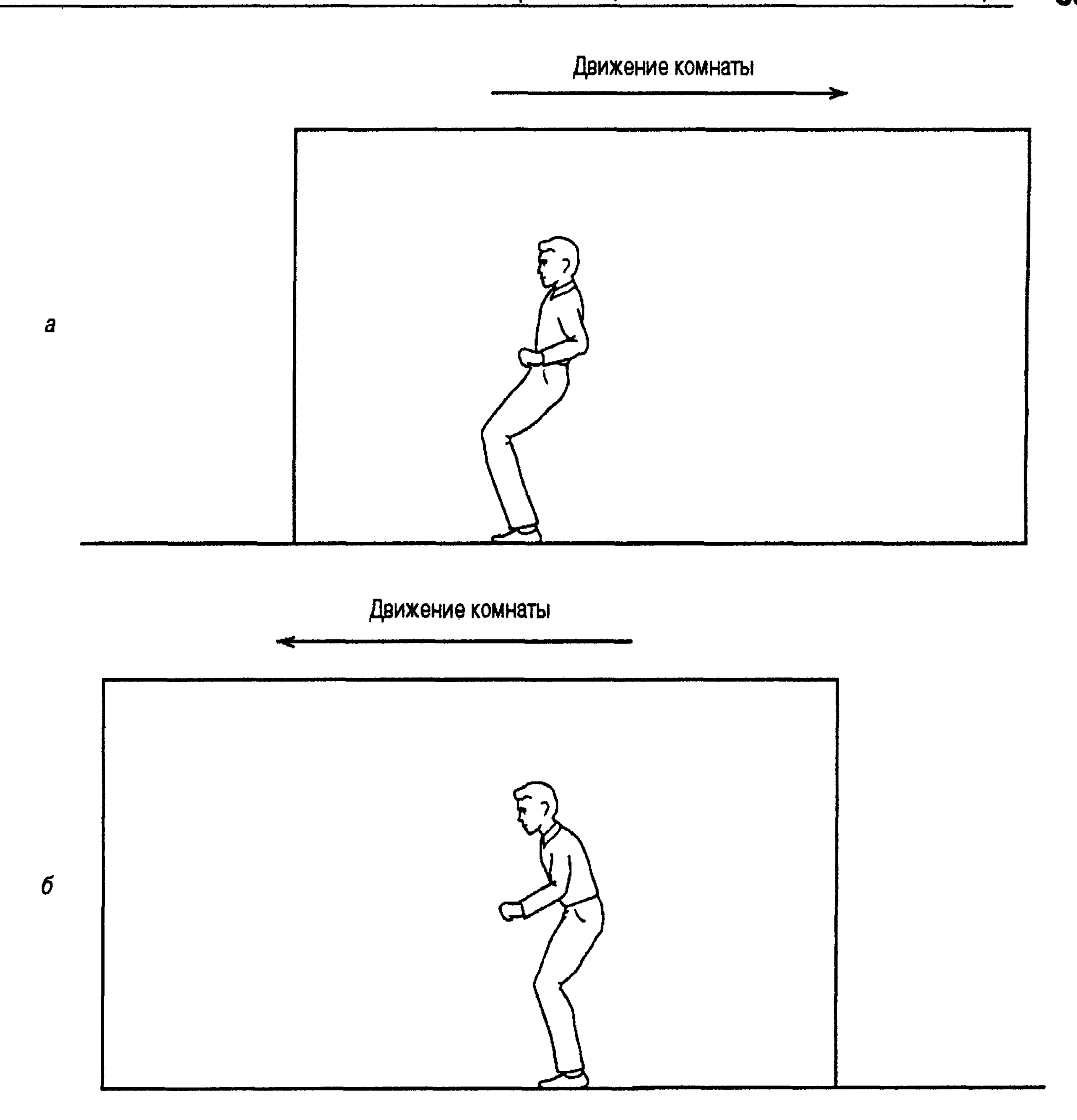


Рис. 15.10. Влияние визуальной сцены на постуральную нестабильность

Когда потолок и стены, окружающие неподвижного наблюдателя, начинают раскачиваться, наблюдатель начинает раскачиваться в такт. Как показано на *а*, когда комната «надвигается» на неподвижного наблюдателя, воспринимаемая им визуальная сцена такая же, как обычно бывает при движении вперед; в качестве компенсаторной постуральной «настройки» в данном случае выступает движение наблюдателя назад. Точно так же, когда комната «уходит» от неподвижного наблюдателя, *б*, возникает визуальная сцена, которую наблюдатель видел бы, если бы пятился назад, роль компенсаторной «настройки» в данной ситуации играет наклон вперед

на неподвижного наблюдателя, они точно так же стимулировали зрительную систему наблюдателя, как ее стимулировали бы его наклоны вперед в неподвижной комнате. И поэтому, чтобы скорригировать, или компенсировать, кажущееся движение вперед, наблюдатель отклоняется назад. Соответственно когда раскачивающаяся комната «уходит» от неподвижного наблюдателя, его зрительная система стимулируется точно так же, как при наклоне назад, и он наклоняется вперед.

И дети, и взрослые ведут себя в раскачивающейся комнате одинаково, однако постуральное влияние сильнее сказывается на детях, которые нередко не только

теряют равновесие, но и падают в направлении движения раскачивающейся комнаты (Butterworth & Hicks, 1977, Schmuckler, 1997)

Постуральная «настройка» является реакцией на одно лишь изменение визуальной сцены без всякой соответствующей вестибулярной стимуляции Навязанные зрением ощущения движения часто оказываются эквивалентными тем ощущениям, которые вызывают реальные движения тела Это позволяет предположить, что одно лишь движение визуальной сцены способно оказывать на нервную систему индивидуума влияние, похожее на стимуляцию вестибулярных органов Известно, например, что некоторые кортикальные клетки низших животных реагируют *как* на непосредственную стимуляцию вестибулярных органов, *так* и на движение визуальной сцены (Daunton & Thomson, 1979, Dichgans & Brandt, 1978)

Вестибулярная габитуация

Вестибулярной системе присуща способность к **габитуации** и **адаптации.** Если индивидуум будет длительное время двигаться по прямой с возрастающей скоростью или вращаться вокруг своей оси, ощущение движения постепенно притупится, а возможно, в какой-то момент и вовсе исчезнет Наступающее в результате избыточной продолжительной стимуляции движением и сохраняющееся на длительный срок уменьшение чувствительности вестибулярной системы называется вестибулярной *габитуацией,* в отличие от габитуации *адаптация* наступает значительно быстрее и сохраняется на более короткий срок

Габитуация к *вестибулярному нистагму* (реакции на вращательное движение в виде рефлекторных движений глаз) наступает в результате продолжительной аномальной вестибулярной стимуляции, примерами которой могут служить профессиональные занятия моряков, акробатов, танцоров, летчиков и космонавтов (способность кандидатов в космонавты к габитуации к невесомости и к перегрузкам изучается на специальных установках, называемых центрифугами (см Lackner & DiZio, 1998) Для представителей этих профессий также характерна и габитуация к таким последствиям продолжительной стимуляции необычными формами движения, и в первую очередь — вращательного, как головокружения (ощущение кажущегося перемещения тела в пространстве или окружающих предметов относительно тела) и тошнота Известно, например, что в отличие от начинающих спортсменов, которые шатаются из стороны в сторону и теряют равновесие, опытные фигуристы после пребывания во вращающемся кресле могут пройти по прямой Это значит, что у них наступила полная габитуация к вращательному движению (McCabe, в кн Marler & Hamilton, 1966)

Известны некоторые приемы, способные уменьшить или вовсе исключить некоторые неприятные последствия движения Например, балерины и танцовщики, выполняя фуэте, прибегают к определенному способу подавления ветибулярного нистагма — рефлекторных движений глаз Для этого они фиксируют свой взгляд на какой-нибудь отдаленной точке, как правило, — на ком-нибудь из зрителей Обычно артист как можно дольше поддерживает голову в одном положении, а затем поворачивает ее быстрее, чем тело, и снова возвращает в исходное положение и восстанавливает первоначальную фиксацию взгляда В то время как тело артис-

та находится в постоянном движении, его вестибулярные органы стимулируются *только* во время быстрого движения головы и используются для восстановления фиксации взгляда на удаленной точке. Таким образом при вращении на одном месте снижается уровень вестибулярной стимуляции и окружающая артиста визуальная обстановка остается достаточно стабильной.

Нарушения вестибулярного механизма

Если кошку или кролика взять за лапы, поднять в воздух вниз головой и выпустить из рук, то за время полета, продолжающегося менее одной секунды, они перевернутся и приземлятся на лапы, причем не имеет значения, в каких условиях это происходит — в темноте или на свету (рис. 15.11). Это явление называется **рефлексом выпрямления в воздухе** (Howard, 1986; Warkentin & Carmichael, 1939). Физически исключительно сложная ориентация тела в воздушном пространстве контролируется вестибулярными органами. Животные, вестибулярный аппарат которых развит недостаточно, не демонстрируют подобной адаптивной реакции к падению и приземляются плашмя (Watt, 1976).

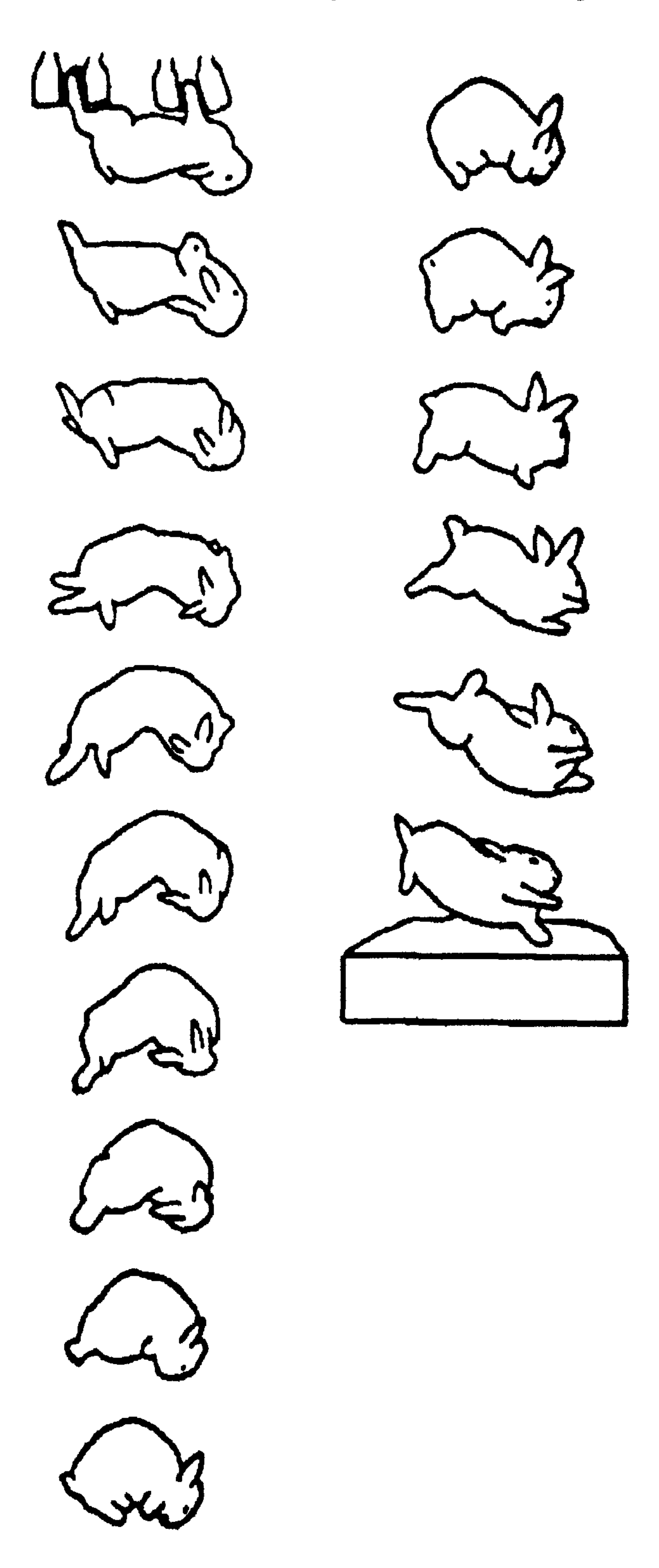


Рис. 15.11. Видеозапись (64 кадра в секунду) полета и приземления 20-дневного кролика, выпущенного из рук вниз головой. (*Источник*: G. R. Wendt. Vestibular functions. В кн.: S. S. Stevens (ed.). *Handbook of Experimental Psychology*. Chap. 31. New York: John Wiley, 1951)

Для человека утрата вестибулярной функции сопровождается нарушением ориентации в пространстве и в конечном итоге — ее полной утратой. На ранней стадии заболевания человек не может стоять прямо с закрытыми глазами и у него возможны головокружения. Однако в дальнейшем с помощью зрения больному удается компенсировать утрату вестибулярной функции. Для глухих от рождения людей, вестибулярные органы которых могут быть совершенно атрофированными (вследствие анатомического и функционального родства вестибулярных органов и органов слуха), эффективным средством поддержания равновесия и позы являются визуальные признаки. Однако в тех ситуациях, в которых визуальные признаки неоднозначны или использование зрения затруднено, возможность правильной ориентации в пространстве резко снижается. Боринг сообщает о том, что во время купания глухие люди предпочитают не заходить на глубину: лишенные возможности в полной мере использовать зрение, они перестают понимать, где верх, а где — низ и боятся утонуть (Boring, 1942, р. 542). Следовательно, ощущение ориентации тела в пространстве — невизуальное осознание того, где верх,

а где — низ, действительно является результатом функционирования вестибулярных детекторов.

Для людей, лишенных и слуха, и зрения, поддержание равновесия — еще большая проблема. В группе, состоявшей из 10 незрячих и глухих людей, 9 человек не могли более 1–2 с сохранять равновесие, стоя на одной ноге (Worshell & Dallenbach, 1948). Более того, у тех же 9 человек после вращения в течение 30 с не было ни вестибулярного нистагма, ни головокружения, ни тошноты. Весьма вероятно, что вестибулярные органы этих испытуемых полностью атрофированы. Следовательно, индивидуумы с нефункционирующим вестибулярным аппаратом не подвержены локомоционной болезни (Reason & Brand, 1975).

Болезнь Меньера. Этим термином (по имени французского врача П. Меньера. — *Примеч. пер.*) называется неизлечимое заболевание, поражающее вестибулярную функцию и слух. Полагают, что причиной его возникновения может быть избыток и повышенное давление жидкости, заполняющей лабиринт (т. е. содержащейся во внутреннем ухе и вестибулярных органах). Этот недуг проявляется в эпизодических и внезапных приступах чрезвычайной вестибулярной активности, приводящей к не поддающимся контролю нистагматическим движениям глаз, сильнейшим головокружениям, тошноте, а нередко и к нарушениям слуха, в частности к звону в ушах и неотчетливому восприятию высоких звуков.

Болезнь Меньера нередко прогрессирует и приводит к полной утрате слуха и вестибулярной функции. Поскольку она не поддается медикаментозному лечению, врачи иногда прибегают к хирургическому вмешательству: освобождают лабиринт от избыточной жидкости, при этом проявления болезни становятся менее мучительными. Более радикальный способ борьбы с симптомами болезни Меньера — операция, в ходе которой разрушается связь вестибулярного нерва с головным мозгом.

Не исключено, что некоторые формы физической активности могут стать причиной травмы вестибулярных органов. Известно, что чрезмерное увлечение аэробикой, особенно некоторыми упражнениями, выполняемыми три-четыре раза в неделю, может вызвать нарушение сигналов от вестибулярных органов вследствие повреждения отолитов сферического и эллептического мешочков (Weintraub, 1994). Причиной этого является интенсивное, систематически повторяющееся встряхивание отолитов во время занятий аэробикой. Отолиты также могут застрять в полукружных каналах, что приводит к состоянию, называемому в медицине *легкой формой пароксизмального позиционного головокружения* (Bernard et al., 1996). Наиболее распространенными проявлениями нарушений вестибулярной функции, вызванных физической активностью, являются головокружения, при которых ориентация и поддержание равновесия становятся проблемой.

Локомоционная болезнь

Находясь в транспортном средстве и пассивно перемещаясь в нем, мы можем испытывать воздействие аномальной вестибулярной стимуляции. В определенных, контролируемых условиях эти ощущения могут быть приятными. Многим людям

нравится водить автомобиль, грести, кататься на лыжах и летать на самолетах. Более того, есть немало любителей «острых вестибулярных ощущений». Подтверждением этому служит чрезвычайная популярность всевозможных аттракционов в местах отдыха и увеселений — от обыкновенных каруселей до всевозможных «американских горок» и еще более экзотических сооружений, предлагающих исключительно сложные формы движения.

Некоторые из них могут вызвать очень неприятные ощущения. Возможно, самой быстрой, огорчительной и ослабляющей человека реакцией на аномальную вестибулярную стимуляцию является **локомоционная болезнь**. Это широко распространенное ощущение присуще не только людям (всем, кроме младенцев), но и многим животным, включая обезьян, лошадей, овец, некоторые виды птиц и рыб, однако ни кролики, ни морские свинки его не испытывают (Treisman, 1977). Человека локомоционная болезнь очень ослабляет и приносит ему большие неприятности, вызывая головокружение, бледность, тошноту, учащенное дыхание, холодный пот и общее недомогание, нередко сопровождающееся рвотой.

Как правило, локомоционная болезнь возникает в тех ситуациях, при которых информация о движении, сообщаемая визуальной системой, не соответствует информации, о которой сигнализирует вестибулярная система. Кроме того, движение, которое потенциально может стать причиной локомоционной болезни, обычно совершается не с постоянной скоростью, а с ускорением или замедлением. Иными словами, высокая скорость движения транспортного средства сама по себе не обязательно становится причиной локомоционной болезни.

Одни формы движения с большей вероятностью вызывают локомоционную болезнь, чем другие. Ее возникновению способствуют условия, при которых движение совершается по вертикали, то вверх, то вниз, со средней периодичностью — именно таков паттерн движения пассивного, сидящего в кресле пассажира самолета, попавшего в воздушную яму, или парохода, оказавшегося в открытом море во время шторма. Недаром английское слово *nausea* — «тошнота» произошло от греческого слова *nautia*, что значит «морская болезнь».

Активное/пассивное движение

Важный фактор возникновения локомоционной болезни у человека — это характер его движения, т. е. является ли оно *активным* или *пассивным*. Как правило, активные, самопроизвольные движения ее не вызывают. Так, серии таких коротких, самопроизвольных повторяющихся движений, как ходьба, прыжки или бег, не приводят к локомоционной болезни. Она также менее вероятна и в тех случаях, когда совершающий пассивное движение человек до некоторой степени способен контролировать его. Например, водителей автомобилей, хотя они тоже совершают пассивное движение, «укачивает» значительно реже, чем их пассажиров. Возможно, это связано с тем, что водитель, который, безусловно, активнее пассажира, играет принципиальную роль в самом факте движения автомобиля: он может предвидеть изменения в движении, которые должны произойти, и выполнить компенсаторную моторную «подгонку» для того, чтобы поддерживать надлежащую ориентацию и привести в соответствие визуальную и вестибулярную стимуляции.

Причиной локомоционной болезни могут быть и обстоятельства, совершенно не связанные с движением. К ним относятся визуальная дезориентация, визуальные иллюзии движения, неприятные запахи, некомфортные температурные условия, алкоголь, наркотики, инфекционные болезни внутреннего уха, длительное воздействие громких звуков. Способствуют возникновению локомоционной болезни и некоторые эмоциональные факторы, например чувство тревоги.

Причина возникновения локомоционной болезни: теория сенсорного конфликта

Вестибулярная и визуальная системы функционируют согласованно, и между пространственными стимулами, информация о которых обрабатывается каждой из этих систем, существует тесная корреляция. Как правило, обе эти сенсорные модальности, стимулируемые одновременно, координируют свои усилия, направленные на поддержание равновесия тела и его ориентацию в пространстве. Однако серии эпизодических или непредсказуемых *пассивных* движений способны разорвать эту связь и стать причиной сенсорного конфликта. Согласно **теории сенсорного конфликта**, причиной локомоционной болезни является несоответствие визуальной и вестибулярной информации относительно ориентации в пространстве. Например, сидя в каюте корабля во время шторма, человек видит перед собой стабильную визуальную сцену, а согласно информации, получаемой вестибулярными органами, его тело находится в постоянном движении. Вполне очевидные и неприятные симптомы локомоционной болезни являются результатом неспособности нервной системы разрешить этот сенсорный конфликт.

Интересное объяснение причины, по которой сенсорный конфликт вызывает рвоту, содержится в работе Трисмена (Treisman, 1977). Автор исходит из того, что визуально-вестибулярный сенсорный конфликт является результатом неритмичных пассивных движений, которые по своему физиологическому действию аналогичны инъекции токсичного вещества. Яды, воздействующие на центральную нервную систему, скорее всего, изменяют характер визуальной информации и нарушают моторную координацию точно так же, как и необычные пассивные движения. Введение в организм токсичного вещества разрывает тесную связь, существующую между визуальной и вестибулярной стимуляциями. Следовательно, если сенсорный конфликт действительно является следствием инъекции яда, рвота как реакция на повторяющийся сенсорный конфликт не только полезна, но и адаптивна. Сенсорный конфликт не только служит ранним предупреждением того, что центральная нервная система распознала яд, но и обеспечивает организм средством избавления от него — *рвотой*. Например, у собак с удаленными вестибулярными органами после введения им токсичных препаратов рвоты не бывает (Money & Cheung, 1983).

Согласно теории сенсорного конфликта, биологической причиной локомоционной болезни является именно стремление организма избежать пищевого отравления. А это значит, что локомоционная болезнь (и прежде всего такой ее симптом, как рвота) представляет собой биологически адаптивный ответ на *неприемлемый стимул* (в данном контексте — скорее движение, нежели яд). Следовательно, ее можно охарактеризовать как реакцию на *любые* условия, которые систе-

матически подвергают испытаниям тесную связь, существующую между визуальной и вестибулярной сенсорными модальностями.

Способы подавления локомоционной болезни

Одним из очевидных способов борьбы с локомоционной болезнью является минимизация движений тела, и прежде всего — движений головы в то время, когда тело находится в движении. Если голова двигается сама по себе, независимо от двигающегося тела, особенно если тело при этом совершает вращательное движение, вестибулярные органы подвергаются комплексной стимуляции, что увеличивает риск локомоционной болезни, а ее проявления становятся более тяжелыми. В борьбе с локомоционной болезнью многим людям помогает приведение визуальной информации в относительное соответствие с информацией вестибулярной. Человек, находящийся во время шторма в кабине парохода, может, глядя в окно на бушующие волны, предвидеть движение парохода (а значит, и собственного тела). Другой вариант заключается в том, чтобы зафиксировать взгляд на горизонте как на некой постоянной «точке отсчета», сигнализирующей человеку о том, что он действительно то поднимается, то опускается. Однако большинство из тех, кто имеет повышенную предрасположенность к локомоционной болезни, даже с этими превентивными мерами тяжело переносят пассивное, «навязанное» движение, и их состояние облегчается ненамного.

К счастью, большинству людей свойственна постепенная габитуация к стимулам, вызывающим локомоционную болезнь. Габитуация к некоторым из них наступает быстро, а к другим требует нескольких часов или еще более продолжительного времени. Например, астронавты избавляются от неприятных ощущений уже после пяти дней орбитального полета (Lackner & Graybiel, 1986). Кроме того, существует немало препаратов, предварительный прием которых снижает вероятность локомоционной болезни, сглаживает одни ее симптомы и полностью подавляет другие (Graybiel & Lackner, 1987). Большинство из этих препаратов — лекарственные формы пролонгированного действия и выпускаются в виде пластырей, которые обычно наклеиваются за ухом. Действующее начало этих «наклеек» — драмамин, бонин, меклизин, прометазин или скополамин — постепенно проникает в организм через кожу и, уменьшая активность некоторых нейротрансмиттеров, угнетает нервную систему.

И последнее. Учитывая то, что мы живем в мире, насыщенном техникой, следует подумать и о более широком биологическом значении локомоционной болезни и сформулировать следующий достаточно очевидный вывод: хотя локомоционная болезнь — неприятный и ослабляющий организм опыт, мы сами «навязали» его себе. Локомоционная болезнь — один из биологических результатов использования современной техники для усовершенствования способов пассивного перемещения человека. Вестибулярная система человека, так же как и вестибулярные системы большинства биологических видов, обитающих на Земле, предназначена для функционирования только в условиях активного движения. Иными словами, она прежде всего приспособлена для облегчения ориентации тех животных, которые активно перемещаются в трехмерном пространстве, подчиняясь законам гравитации, а не тех, которых возят.

Прочие механизмы ориентации

У людей пространственная ориентация тела является результатом сложного взаимодействия визуальной и вестибулярной сенсорных модальностей (Nemire & Cohen, 1993; Witkin, 1959). (Тактильный контакт тела со стационарной поверхностью, например просто легкое прикосновение пальца к ней, также может повлиять на восприятие ориентации и помочь сохранить вертикальное положение, см. Jeka et al., 1994.) Однако мы видели, что визуальная информация обычно доминирует над вестибулярной. А это значит, что травма вестибулярных органов менее критична для человека (и вообще для всех приматов), чем для большинства низших животных, особенно тех из них, которые ведут ночной образ жизни и обладают зрением, относительно неэффективным с точки зрения ориентации тела.

С другой стороны, некоторые низшие животные имеют такие ориентационные механизмы, которые недоступны человеку. Например, у многих видов рыб обнаружены модифицированные механорецепторы, «специализирующиеся» на обнаружении электрических полей. Более того, некоторые виды имеют специальные «электрические» органы, испускающие слабые электрические сигналы и создающие электрические поля. Обнаружение объектов, определение их удаленности и местоположения на основании тех изменений, которые они вносят в электрическое поле, представляет собой определенную форму «электролокации» (Emde et al., 1998).

Кроме того, как уже отмечалось в начале этой главы, рыбы имеют специальную структуру, чрезвычайно чувствительную к низкочастотным колебаниям или к изменению давления окружающей воды. Она представляет собой трубку, идущую сбоку, вдоль туловища рыбы по всей его длине от головы до хвоста, и называется *латеральной* (боковой) *линией* (именно из нее в ходе эволюции образовались вестибулярные органы и органы слуха). Небольшой, заполненный жидкостью канал, проходящий под кожей ниже латеральной линии, содержит пучки чувствительных ресничек, или волосковые клетки, стимулируемые слабой вибрацией, например такой, какую создает течение воды. Функциональная роль латеральной линии — обеспечение информацией об ориентации и локализации (Weiss, 1969; Weiss & Martini, 1970), группирование в косяки в ночное время (Weiss, Inemer & Johnson, 2000) и детектирование движения других животных, и прежде всего — определение местоположения хищников и добычи (Montgomery & MacDonald, 1987). В работе Розенцвейга и его коллег (Rosenzweig et al., 1999) высказано предположение о том, что полукружные каналы образовались в ходе эволюции из сегмента латеральной линии, который переместился внутрь тела и стал благодаря этому сенсором, реагирующим на повороты вправо или влево.

Ориентационный механизм, основанный на восприятии магнитного поля Земли

Доказано, что ориентационные механизмы некоторых биологических видов основаны на восприятии магнитного поля Земли (т. е. магнитного поля, окружающего Землю и простирающегося от Южного полюса до Северного). Именно так ориентируются рабочие пчелы с помощью структуры, расположенной в брюшной поло-

сти и чувствительной к воздействию магнитного поля (Gould, Kirschvink & Deffeyes, 1978). Известно также, что в мозге черепахи имеются обладающие магнитными свойствами минеральные частицы, благодаря которым они используют магнитное поле Земли в качестве навигационного средства (Lohmann & Lohmann, 1994).

Литературные данные свидетельствуют также и о том, что ставшая легендарной способность голубей возвращаться домой тоже может быть связана с их способностью воспринимать информацию, посылаемую магнитным полем Земли (Kirschvink et al., 1985; Walcott et al., 1979). Если каким-либо образом лишить голубей возможности воспринимать эту информацию, например прикрепить к их головам небольшие магниты, они теряют способность к правильной ориентации. Особенно ярко это проявляется в ситуациях, когда голубям недоступны визуальные признаки, также используемые ими в целях навигации, например в пасмурную погоду. Однако известны и результаты исследований, не подтверждающие «магнитную» основу ориентационного механизма голубей, так что этот вопрос пока остается открытым (Griffin, 1987).

Целенаправленное ориентационное поведение людей с завязанными глазами заставляет предположить, что людям тоже свойственна *способность к ориентации по магнитному полю Земли* (Baker, 1980; Baker et al., 1983; Barinaga, 1992). В одном из экспериментов, иллюстрирующих это явление, 31 человек с завязанными глазами сложным, кружным путем были увезены из дома на 6 км; у 15 испытуемых на затылках были закреплены магниты. После того как была протестирована ориентационная способность всех испытуемых (их просили показать, в каком направлении находится дом), выяснилось, что гораздо точнее это сделали испытуемые без магнитов (Baker, 1980). Эти результаты, хотя на их основе еще нельзя делать окончательных выводов, в известной мере подтверждают способность людей с завязанными глазами ориентироваться с помощью магнитного поля Земли. Однако так же, как и способность голубей к «магнитной» ориентации, способность к ней людей (и других млекопитающих) нуждается в дальнейшем изучении. О неудачных попытках повторить в экспериментах с людьми описанные выше результаты сообщается в разных работах (Gould & Able, 1981; Adler & Pelke, 1985). В опытах с мелкими млекопитающими также получены отрицательные результаты (Madden & Phillips, 1987). Складывается такое впечатление, что если даже способность к ориентации, основанная на магнетизме, и существует, то она весьма неустойчива и слабо выражена.

Выводы

Эта глава посвящена ориентационной системе — сенсорной модальности, благодаря которой организм способен ориентироваться в окружающей обстановке. У млекопитающих сенсорными органами, обеспечивающими способность к ориентации, являются сферический и эллиптический мешочки и полукружные каналы, объединенные общим термином вестибулярные органы. Сферический и эллиптический мешочки реагируют на гравитацию и прямолинейное движение (с ускорением или замедлением), а полукружные каналы — на изменение направления и степень ускорения вращательного движения. Эффективным стимулом вестибулярной

системы является ускорение или замедление, т. е. изменение скорости движения. Постоянные скорости, как и их ритмичные изменения, не стимулируют вестибулярные органы.

Мы также описали некоторые явления, связанные с функционированием вестибулярной системы. Вестибулярный нистагм — это рефлекторные движения глаз, вызванные стимуляцией вестибулярных органов, самодвижение и постуральное влияние, это иллюзии движения, вызванные стимуляцией визуальной системы. Вестибулярная система габитуируется и адаптируется к постоянной вестибулярной стимуляции.

В этой главе также рассмотрены и некоторые нарушения функции вестибулярных органов. Мы рассказали о рефлексе выпрямления в воздухе, присущем некоторым мелким млекопитающим, о болезни Меньера, которой страдают люди, и о том, что чрезмерное увлечение аэробикой может стать причиной травмы вестибулярных органов.

Затем мы рассмотрели вопрос о локомоционной болезни и о том, какую роль в ее возникновении играют пассивное движение и сенсорный конфликт между вестибулярной и визуальной сенсорными модальностями, обрабатывающими информацию об ориентации тела в пространстве. Рассмотрены и вопросы о природе локомоционной болезни и способах борьбы с ней.

В последнем разделе главы мы описали некоторые альтернативные ориентационные механизмы. Мы отметили, что у рыб есть рецепторы, чувствительные к электрическим полям, и специализированная структура, чувствительная к низкочастотным колебаниям, называемая боковой линией. Кратко освещен вопрос о возможности существования у некоторых животных, включая и человека, способности к ориентации, основанной на чувствительности к воздействию магнитного поля Земли.

Ключевые слова

Адаптация
Болезнь Меньера
Вестибулярные органы
Вестибулярный нистагм
Габитуация
Локомоционная болезнь
Механорецепторы
Ориентационный механизм, основанный на восприятии магнитного поля Земли
Отолит
Отоцист
Полукружные каналы
Постуральное влияние (неустойчивость позы)
Рефлекс выпрямления в воздухе
Самодвижение
Статолит
Статоцист
Сферический мешочек
Теория сенсорного конфликта
Эллиптический мешочек

Вопросы для проверки усвоения материала

1. Перечислите рецепторы и структуры, стимулируемые гравитацией и ответственные за ориентацию тела в пространстве. Как они функционируют?

2. Расскажите о том, как млекопитающие определяют направление и степень ускорения вращательного движения. Каковы общие принципы функционирования сферического и эллептического мешочков и полукружных каналов?
3. Для распознавания каких видов движения лучше всего приспособлена вестибулярная система? Для стимуляции какими видами движения она плохо приспособлена?
4. Расскажите о вестибулярном нистагме и о вестибулоокулярных движениях глаз. Какие движения тела их вызывают?
5. Что такое самодвижение и постуральное влияние? Какую роль играет визуальная стимуляция в возникновении этих реакций? Сравните роли визуальной и сенсорной стимуляций в поддержании равновесия и стабильной позы.
6. Расскажите о габитуации и адаптации вестибулярной системы к продолжительному движению. Какими приемами пользуются некоторые профессионалы, например артисты балета, для преодоления побочных эффектов длительного движения?
7. Перечислите и опишите некоторые нарушения функции вестибулярной системы. Как эти нарушения влияют на рефлекс выпрямления в воздухе?
8. Что такое локомоционная болезнь и каковы ее симптомы? Какую роль играет вестибулярная система в ее возникновении?
9. При каком движении локомоционная болезнь наиболее вероятна? Почему при активном движении локомоционная болезнь менее вероятна, чем при пассивном?
10. Что такое сенсорный конфликт? Как теория сенсорного конфликта объясняет возникновение локомоционной болезни? Почему проявления локомоционной болезни можно назвать реакцией организма на инъекцию токсичного вещества?
11. В какой мере локомоционную болезнь можно назвать результатом технического прогресса? Почему ее можно рассматривать как недуг, созданный самим человеком?
12. Вестибулярная система является одним из механизмов пространственной ориентации. Расскажите об известных вам альтернативных механизмах. Какой механизм используется рыбами? Каков в настоящее время статус механизма пространственной ориентации, основанной на стимуляции магнитным полем Земли?

ГЛАВА 16

Кожные ощущения

Эта глава посвящена восприятию через кожу, или кожной чувствительности. Кожа реагирует на физические свойства окружающих нас объектов и поверхностей, и поэтому именно через нее мы получаем информацию о том, с чем она вступает в непосредственный контакт. Мы воспринимаем свойства тех объектов и поверхностей, к которым прикасаемся, и тех, которые прикасаются к нам, мы ощущаем тепло и холод и испытываем боль. Однако кожная чувствительность не ограничена только этими ощущениями общего характера. Прикасаясь к поверхностям и объектам, мы, испытывая сложные, «смешанные» ощущения, определяем на ощупь такие их свойства, как маслянистость, тягучесть, влажность, шероховатость, гладкость, а также способны чувствовать щекотку, зуд и вибрацию. Более того, ощупывая разные объекты, мы можем распознать те из них, которые представляют собой трехмерные фигуры. В этом случае мы принимаем решение не только на основании тактильной информации, сообщаемой кожей, но учитываем и кинестетическую информацию, т. е. информацию, получаемую от мышц, сухожилий и суставов пальцев и кистей рук. Иногда кинестетическую информацию и информацию, получаемую за счет кожной чувствительности, называют общим термином «телесные ощущения».

В основе восприятия кожной информации лежит непосредственная механическая стимуляция поверхности тела или ее термическая стимуляция источником тепловой энергии. Человек получает ее преимущественно в результате стимуляции кистей рук и пальцев. «Кожная» информация воспринимается не только непосредственно через кожу, но и опосредованно — через такие структуры, как волосы и ногти. Что касается низших животных, то у них чувствительными к стимуляции давлением являются также когти, копыта, рога, усы и щупальца — промежуточные структуры, отделяющие организм от окружающей среды.

Кожное ощущение отличается от всех остальных ощущений тем, что его рецепторы не сосредоточены в какой-то одной, четко отграниченной, определенной сенсорной структуре, например сетчатка для зрения и улитка — для слуха. Кожные рецепторы распределены едва ли не по всему кожному покрову, и хотя их основное назначение — защита организма, они не только воспринимают ощущения, но и выполняют разные другие функции, что, ни в коей мере не умаляет значения кожи именно как сенсорного органа. Представьте себе, какой ущерб был бы нанесен

нашим представлениям о мире, если бы мы внезапно лишились кожной чувствительности! Мы бы не только перестали чувствовать давление, тепло, холод и боль, но утратили бы и способность двигаться. Не чувствуя ответной реакции поверхности, к которой прикасаешься, невозможно совершать даже самые простые движения: вспомните, как трудно идти, если «отсидел ногу». Или свои ощущения после удаления зуба, когда новокаиновая анестезия лишила чувствительности язык, рот и губы. Эти части лица полностью утрачивают способность выполнять свойственные им функции, и разговаривать или есть очень трудно, а иногда и просто невозможно.

В этой главе мы сначала опишем рецепторы и структуры кожи и их связь с мозгом. Затем расскажем о механизмах и явлениях, лежащих в основе восприятия стимуляции давлением или прикосновением, о восприятии температуры и завершим главу рассмотрением вопроса о восприятии боли. Однако о чем бы мы ни говорили, на протяжении всей главы мы постоянно будем подчеркивать то обстоятельство, что кожа является источником уникальной по своему объему функциональной и адаптивной информации об окружающем нас мире.

Функции кожи: средство защиты и сенсорный орган

Человеческая кожа — одновременно и прекрасный защитный орган, и чувствительная сенсорная структура. Это самый большой из всех органов человека, покрывающий все его тело. Площадь кожи взрослого человека среднего роста и среднего телосложения равна примерно 1,8 м^2, что примерно в 1000 раз превышает ретинальную поверхность, а ее вес составляет приблизительно 4–5 кг. Составить представление о величине кожного покрова как сенсорного органа можно на основании рис. 16.1. Кожный покров, будучи большим по площади, очень тонок, хотя тол-

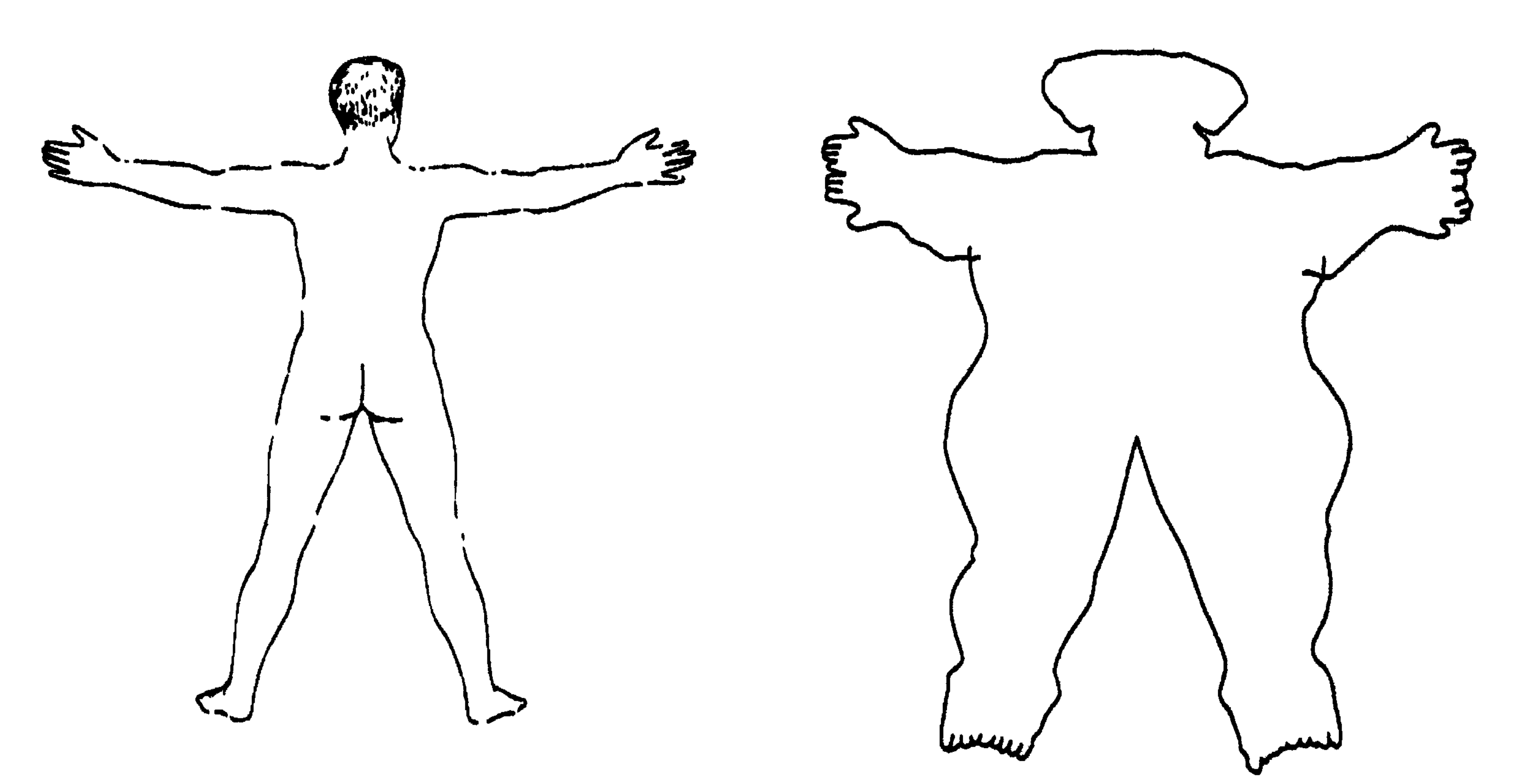


Рис. 16.1. Общая площадь кожи (справа). Она кажется очень большой, особенно по сравнению с контурами человеческой фигуры (слева). Общая площадь кожного покрова определена как сумма площадей поверхностей цилиндров – торса и конечностей. (*Источник:* W. Montagna. The Skin. *Scientific American*, 1965, p. 58–59)

щина кожного покрова разных частей тела разная. Толщина кожи лица и примыкающих к нему участков тела не превышает 0, 5 мм, а кожа на подошве стопы может иметь толщину, равную 4 мм и даже больше.

Кожа также является самым изменчивым органом человеческого тела и эластичной, постоянно обновляющейся защитой внутренних органов от воздействия посторонних предметов и механических травм. Благодаря коже внутри тела удерживаются жизненно важные для него жидкости. Она защищает внутренние органы от вредных солнечных лучей (ультрафиолетового и инфракрасного излучений), а благодаря своей способности к пигментации — и от утраты светочувствительных

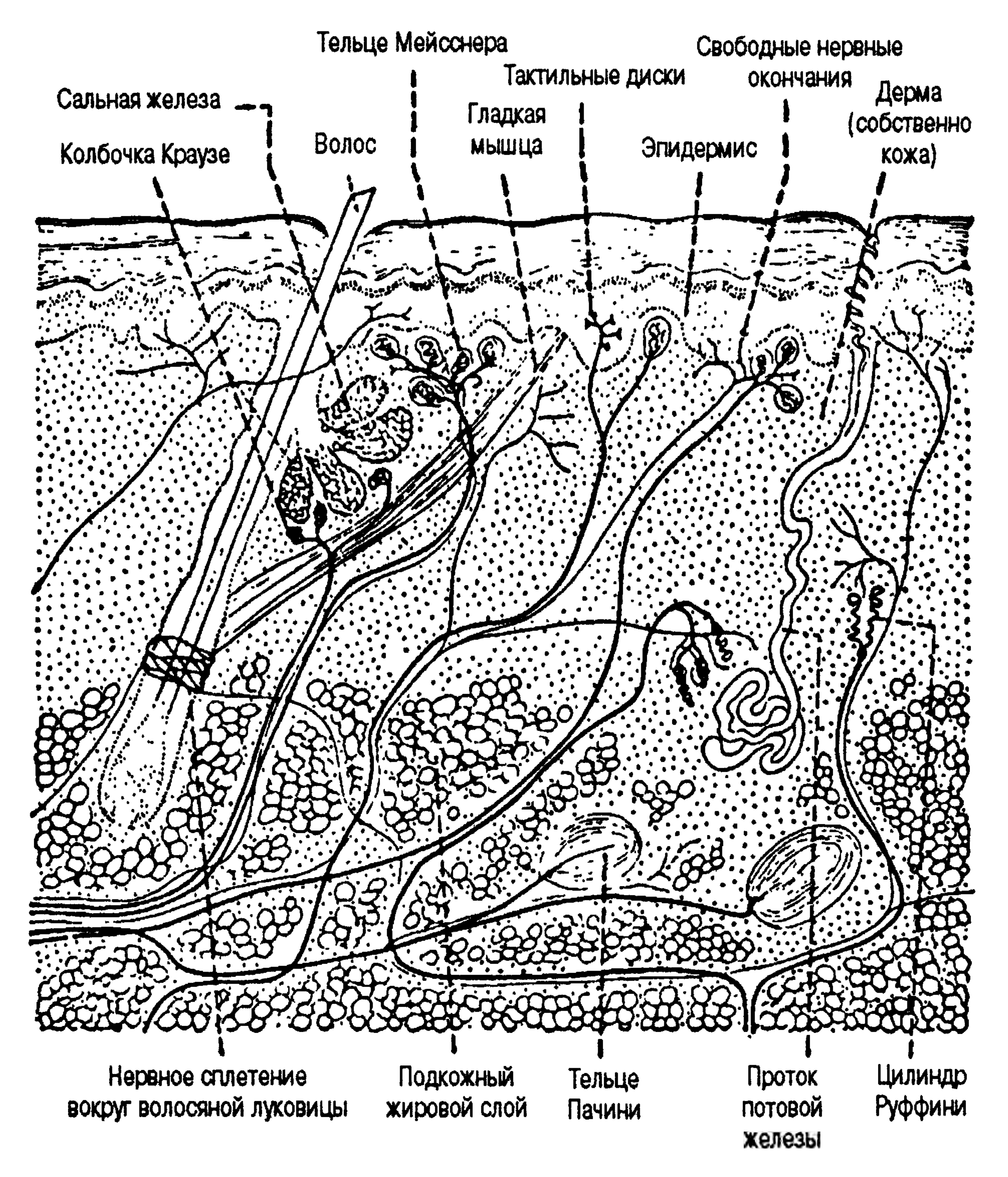


Рис. 16.2. Строение кожи (в разрезе)

На рисунке представлены основные слои – эпидермис, дерма (собственно кожа) и подкожная ткань, а также волосяная луковица, гладкая мышца, поднимающая волос, и кожные рецепторы разного вида. Эпидермис содержит тактильные диски и свободные нервные окончания; в дерме находятся кожные рецепторы, называемые тельцами Мейсснера, колбочки Краузе и цилиндры Руффини. Подкожная ткань – это преимущественно жировая ткань и сосуды, но именно в ней находятся тельца Пачини, самые крупные из всех кожных рецепторов. (*Источник*: E. Gardner. Fundamentals of neurology. Philadelphia: W. B. Saunders, 1947)

элементов. Кожа регулирует и стабилизирует температуру тела (у птиц и у млекопитающих), охлаждая тело или уменьшая его теплоотдачу. Она также помогает регулировать давление и направление кровообращения.

И последнее. В качестве сенсорного органа кожа имеет специальные нервные окончания, чувствительные к стимулам разной природы и участвующие в формировании различных ощущений. Эти нервные окончания сообщают организму о том, что происходит в непосредственной близости от него, включая и информацию о температуре окружающей среды, и — что самое важное — о неприятных, потенциально опасных стимулах.

Внешне кожный покров исключительно неоднороден. Помимо волос на разных участках кожного покрова есть всевозможные складки, бороздки, сосочки, гребешки, желобки, поры, пигментные пятна и утолщения. Между тем достаточно внешнего осмотра чтобы понять, что кожа не монолитная, а слоистая структура. Эти слои наряду с разными кожными рецепторами представлены на рис. 16.2. *Эпидермис*, наружный слой кожного покрова, сам состоит из нескольких слоев, от 2 до 4, в зависимости от того, какой части тела он принадлежит. Дерма, или собственно кожа, — внутренний слой кожного покрова, образован двумя слоями, и в нем находятся нервные окончания кожных рецепторов.

Кожная чувствительность

Сенсорный эффект стимуляции кожи называется **кожной чувствительностью.** Кожные рецепторы реагируют на стимуляцию трех видов: на давление, или прикосновение (такая стимуляция также называется *контактной, осязательной* или *тактильной*), на *температуру* (на холод или тепло) и на *боль*.

Особенности чувствительности отдельных участков кожного покрова. Чувствительность разных участков кожи различна. Если на коже испытуемого, глаза которого завязаны, нарисовать квадрат площадью в 4 мм^2, разделить его на четыре равные части и последовательно прикасаться к ним холодной палочкой, нагретой палочкой, негнущейся тончайшей проволокой и кончиком иглы, то испытуемый, скорее всего, скажет, что последовательно почувствовал холод, тепло, давление и боль. Если распространить эту процедуру на весь кожный покров, то мы получим распределение «пятен» чувствительности по отдельным участкам кожного покрова, которые в совокупности образуют карту кожной чувствительности. Однако создав такую карту, на которой представлены участки кожи, реагирующие на температуру, боль и давление, мы увидим, что чувствительность кожных рецепторов, располагающихся на этих участках, разная. Некоторые участки чувствительны даже к очень незначительному давлению, в то время как другие не реагируют даже на сильное давление. Отдельные зоны чувствительны к стимуляции теплом и нечувствительны к стимуляции холодом или наоборот. Более того, хотя бóльшая часть кожного покрова чувствительна к боли, одни его участки значительно чувствительнее других.

Это наблюдение послужило основанием для того, чтобы предположить существование различных кожных рецепторов (Uttal, 1973). Иными словами, было высказано предположение о том, что, например, локальные участки, чувствительные к стимуляции теплом, — «теплые пятна», не реагирующие на стимуляцию холодом,

иннервируются особыми, отличными от других, «теплыми» волокнами. Однако, как станет понятно из следующего раздела, достаточно веских доказательств справедливости такого предположения пока что нет.

Кожные рецепторы. Нервные окончания тех кожных рецепторов, существование которых доказано, представлены на рис. 16.2. Примерно 95 % кожи мужчин и женщин покрыты волосами, бóльшая часть которых невооруженным глазом не видна. Рецепторы, которые, как полагают, находятся в покрытых волосами участках кожи, сплетения вокруг волосяной луковицы называются *корзинчатыми клетками* (они напоминают корзинки, сплетенные вокруг волосяной луковицы, находящейся во внутреннем слое кожи). Лишенные волосяного покрова участки кожи называются *гладкой кожей и* отличаются большей толщиной. Это кожа подошв и пальцев ног, ладоней и пальцев рук, а также некоторых частей лица, включая губы и рот. Основными сенсорными рецепторами этих участков кожного покрова, принадлежащих разным частям тела, являются *капсулированные рецепторные органы* разнообразной формы. Основные рецепторы гладкой кожи — глубоко «залегающие» **тельца Пачини**, имеющие форму луковицы. (Другими видами кожных рецепторов являются *тельца Мейсснера* и *тактильные диски,* реагирующие на прикосновение или давление, *цилиндры Руффини,* реагирующие на тепло, и *колбочки Краузе,* играющие роль детекторов холода.) Кроме того, и покрытые волосами, и гладкие участки кожи имеют рецепторы, которые называются **свободными нервными окончаниями**. Эти рецепторы не имеют специализированных детекторных клеток и не связаны ни с каким конкретным участком кожного покрова. Свободные нервные окончания обнаружены практически во всех участках кожного покрова и в настоящее время считаются самыми распространенными кожными рецепторами. Как станет понятно из дальнейшего изложения, свободные нервные окончания являются первичными детекторами боли, однако они также чувствительны и к температуре, и к давлению.

Несмотря на большое разнообразие кожных рецепторов, нельзя утверждать, что существует простая связь между типом кожных рецепторов и определенным видом кожной чувствительности. Все основные рецепторы — корзинчатые клетки, тельца Пачини и свободные нервные окончания — в определенной мере реагируют на стимуляцию давлением, или на тактильную стимуляцию. Ощущение давления скорее результат функционирования многих специализированных кожных рецепторов, нежели результат возбуждения рецепторов какого-то одного вида. На самом деле нет неопровержимых доказательств того, что определенное кожное ощущение возникает только при стимуляции какого-то определенного вида кожных рецепторов. Необычным примером, подтверждающим отсутствие подобной специфичности, является роговица глаза. Она имеет *только три* свободных нервных окончания, однако очень чувствительна и к давлению, и к температуре, и к боли. (Примером, подтверждающим отсутствие рецепторной специфичности, может также служить и бóльшая часть поверхности ушной раковины, основными рецепторами которой являются свободные нервные окончания.) Изложенное выше позволяет нам сформулировать следующий вывод: нет оснований утверждать, что обладающие высокой избирательностью и анатомически отличные друг от друга рецепторы реагируют только на какой-то один определенный вид стимуляции

и способны вызвать только одно определенное кожное ощущение. Значительно более вероятно другое: все кожные рецепторы в той или иной мере реагируют на стимулы разной природы.

Кожа и мозг

Основным «пунктом назначения» потенциалов действия, возникающих в кожных рецепторах, является участок обоих полушарий, называемый **соматосенсорной корой** (рис. 16.3). В этом разделе мы расскажем о том, как кожная информация поступает в мозг.

Кортикальное представительство кожной рецепции: гомункулус

Передача чрезвычайно большого объема информации вследствие стимуляции кожи возможна в первую очередь потому, что нервные волокна каждого участка кожного покрова пространственно представлены в соматосенсорной коре. Кортикальное представительство кожной рецепции в ней имеет *топографический характер*: соседние участки кожного покрова представлены в соседних участках соматосенсорной коры.

Кожа некоторых частей тела, например пальцев рук, губ, характеризуется большей плотностью нервных волокон, что делает их более чувствительными. Эти участки кожного покрова представлены и бóльшими по площади участками соматосенсорной коры, а потому лучше приспособлены к распознаванию «нюан-

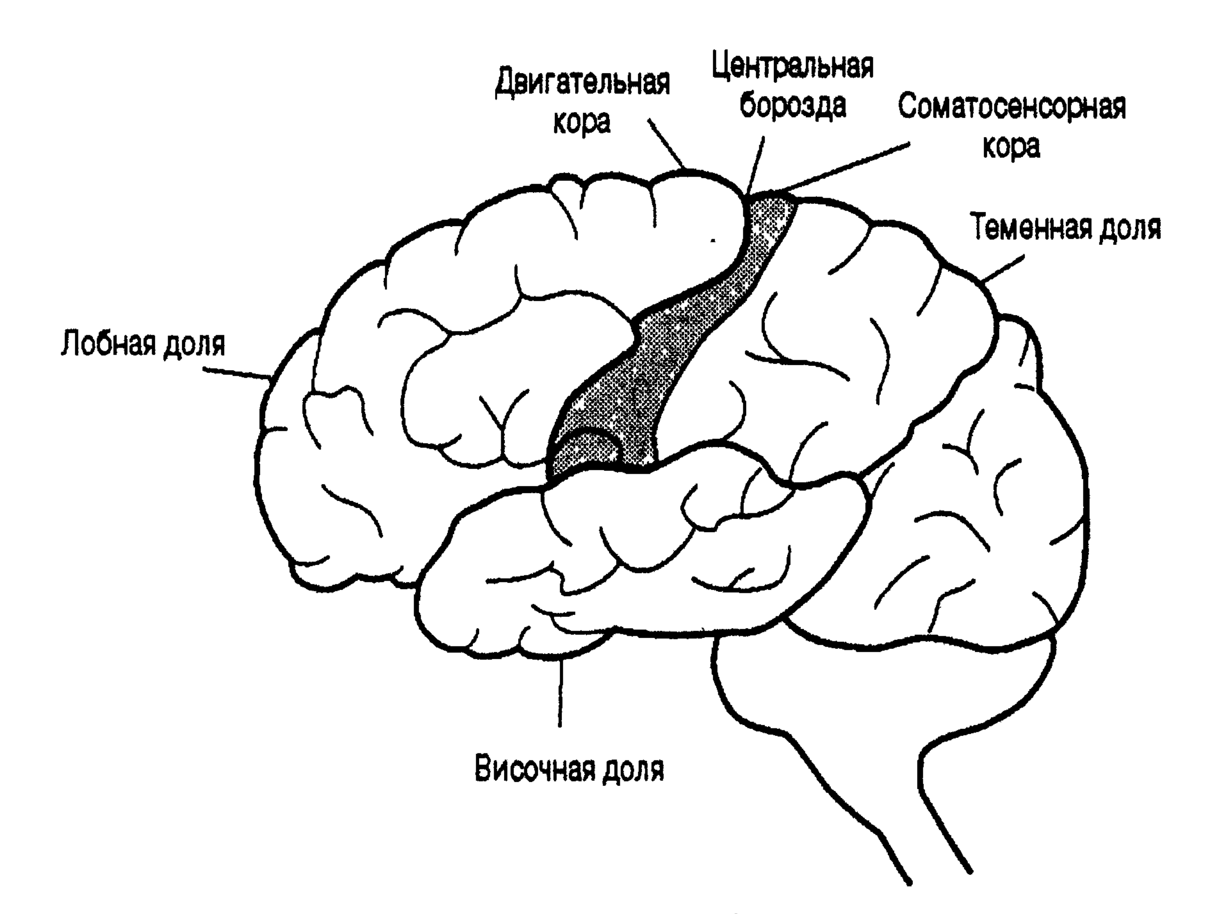


Рис. 16.3. Схематическое изображение мозга человека

Заштрихованная зона – участок соматосенсорной коры теменной доли, получающий и обрабатывающий кожную информацию. Слева от соматосенсорной коры располагается двигательная кора, контролирующая произвольные движения. Соматосенсорная кора отделяется от двигательной коры длинной бороздой, или щелью, называемой *центральной бороздой*

сов» стимуляции, нежели другие кожные зоны, такие, например, как плечи или икры. Предположение о подобной связи сделано на основании нарушений функции сенсорного **гомункулуса** (буквально — «маленького человечка) — топографического представительства различных участков мозга, связанного с разными частями тела (рис. 16.4, *а* и *б*). Представление о структуре сенсорного гомункулуса составлено преимущественно на основании кожных реакций больных, соматосенсорная кора которых стимулировалась электрическими сигналами во время операций на открытом черепе, связанных с удалением опухолей (Penfield & Rassmussen, 1950).

Чем больше кортикальная зона, обрабатывающая информацию, поступающую от данного участка кожного покрова, тем выше чувствительность этого участка

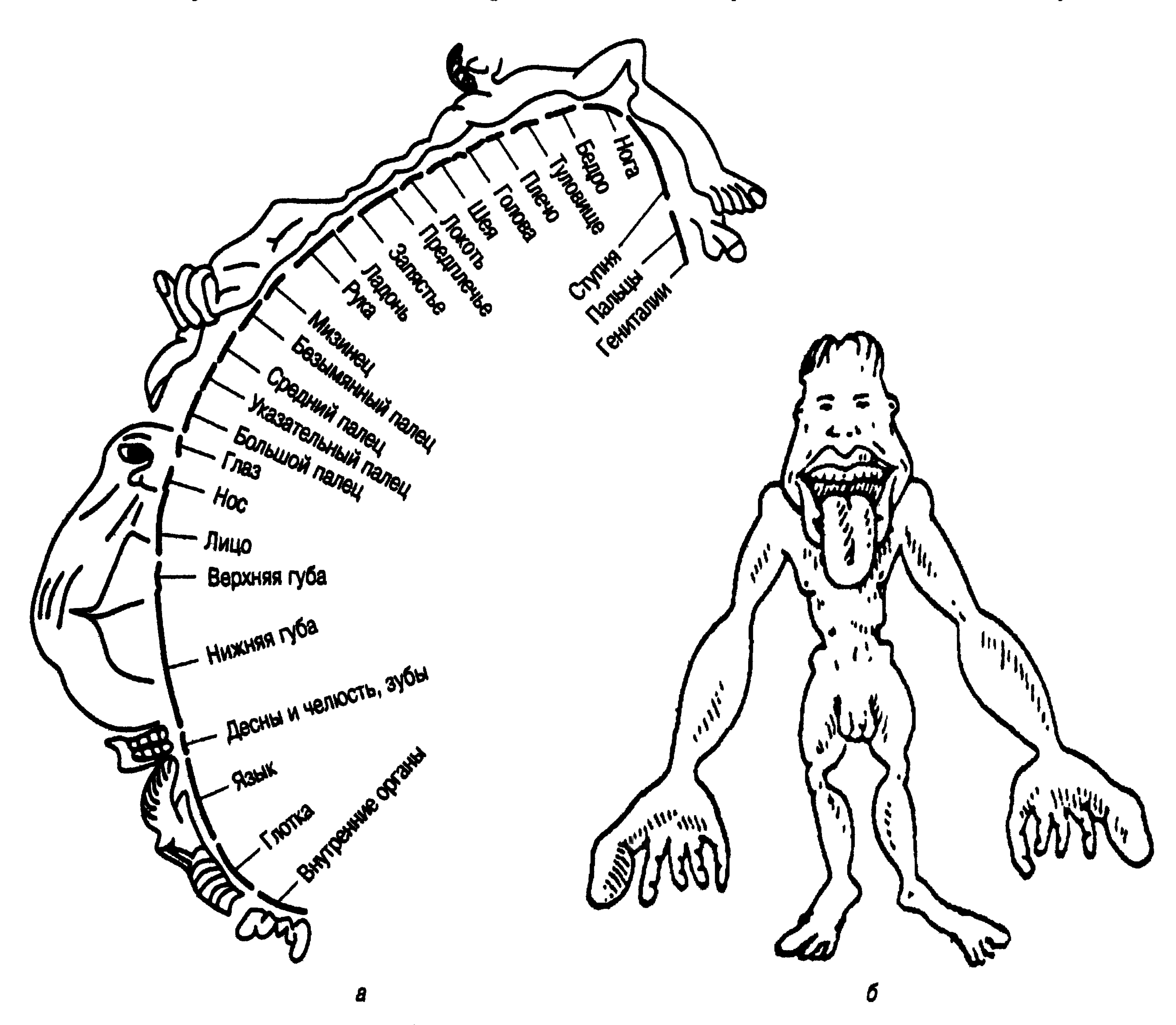


Рис. 16.4. Две версии сенсорного гомункулуса

На *а* изображена соматосенсорная кора (в разрезе) и представительство в ней различных частей тела. Длина линейного отрезка пропорциональна участку соматосенсорной коры, принимающей и обрабатывающей информацию от той части тела, название которой указано рядом с этим отрезком. Пропорции карикатурной фигуры человека отражают соотношения между отрезками и соответственно между участками соматосенсорной коры, в которых представлены разные части тела. *б*. Обращает на себя внимание то, что лицу и кистям рук «принадлежат» непропорционально большие участки соматосенсорной коры. (*Источник а* McClintic, 1978; *б*. Rosenzweig & Leiman, 1982)

к таким отличительным признакам стимулов, как их локализация и детали текстуры. Разумеется, сенсорные гомункулусы других биологических видов (строго говоря, это уже вовсе и не «гомункулусы»!), строение которых обусловлено анатомическими особенностями и сенсорными механизмами, отличными от тех, которые характерны для человека, могут весьма сильно отличаться от гомункулуса, описанного выше (см., например,Thompson, 1993, p. 252–254).

Участкам кожного покрова, отличающимся повышенной чувствительностью, соответствуют не только бóльшие по величине зоны соматосенсорной коры, что следует из структуры сенсорного гомункулуса, но и бóльшие по величине участки коры, обрабатывающей информацию о моторной активности этих чувствительных кожных зон. В соответствии с этим участки кожи, связанные с мышцами, контролирующими очень тонкие движения, такие как движения пальцев рук и губ, имеют большее представительство не только в соматосенсорной коре, но также и в двигательной (рис. 16.3), чем участки кожи, связанные с мышцами, контролирующими достаточно грубые движения, например кожа икр ног и бедер. Как известно, мы гораздо лучше контролируем движения больших пальцев рук, нежели ног. В полном соответствии с этим пальцы рук имеют большее кортикальное представительство (и в соматосенсорной, и в двигательной коре), нежели пальцы ног. Общее правило таково: чем тоньше движения, выполняемые данной частью тела, тем лучше она представлена в соматосенсорной коре и в тесно связанной с последней двигательной коре.

Проводящие пути кожной чувствительности: передний и латеральный спиноталамические пути

Проводящими путями кожной чувствительности, по которым информация от кожных рецепторов поступает в соматосенсорную кору, являются *передний* и *латеральный спиноталамические пути* (или системы), каждый из которых передает определенную информацию.

Нервные волокна, образующие **передний спиноталамический путь,** имеют большой диаметр и характеризуются высокой скоростью проводимости нервного импульса. Они передают точную позиционную информацию о стимуляции прикосновением и движением. Кожная стимуляция, передаваемая передней спиноталамической системой левой половины тела, поступает в соматосенсорную кору правого полушария головного мозга, а кожная стимуляция, передаваемая передней спиноталамической системой правой половины тела, — в соматосенсорную кору левого полушария.

В отличие от нервных волокон передней спиноталамической системы волокна **латеральной спиноталамической системы** имеют небольшой диаметр, невысокую скорость нейронной трансмиссии и передают информацию о нелокализованном прикосновении, температуре и боли в оба полушария головного мозга. Хорошим примером недостаточно локализованного и медленно передаваемого ощущения, информация о котором поступает в мозг по латеральному спиноталамическому проводящему пути, является ощущение полного мочевого пузыря (Bridgeman, 1988).

Рецептивные поля

Помимо того что отдельные зоны соматосенсорной коры связаны с определенными участками кожного покрова, ее нейронная активность также связана со стимуляцией определенных участков кожи. Потенциалы действия в нейронах соматосенсорной коры возникают только в ответ на стимуляцию «закрепленных» за этими нейронами участков кожного покрова. Участок кожи, связанный с данным конкретным нейроном, называется его *рецептивным полем.* (Вспомните, что мы уже встречались с этим понятием при описании в главе 3, посвященной визуальной системе, связи между мозгом и сетчаткой.) Иными словами, **рецептивное поле** — это специфический участок кожи, который при соответствующей стимуляции либо создает в определенном нейроне соматосенсорной коры потенциалы действия, либо увеличивает (или уменьшает) скорость их возникновения.

Различия в функционировании переднего и латерального спиноталамических проводящих путей определяются различиями в *величине* и в *плотности* рецептивных полей. Рецептивные поля нейронов, связанных с передней спиноталамической проводящей системой, более многочисленны, меньше по величине и имеют четкие границы, т. е. каждое из таких рецептивных полей представляет собой небольшой, четко очерченный участок кожного покрова. Рецептивных полей нейронов, связанных с латеральной спиноталамической проводящей системой, меньше по количеству, они имеют относительно бóльшую площадь и менее четкие границы (рис. 16.5).

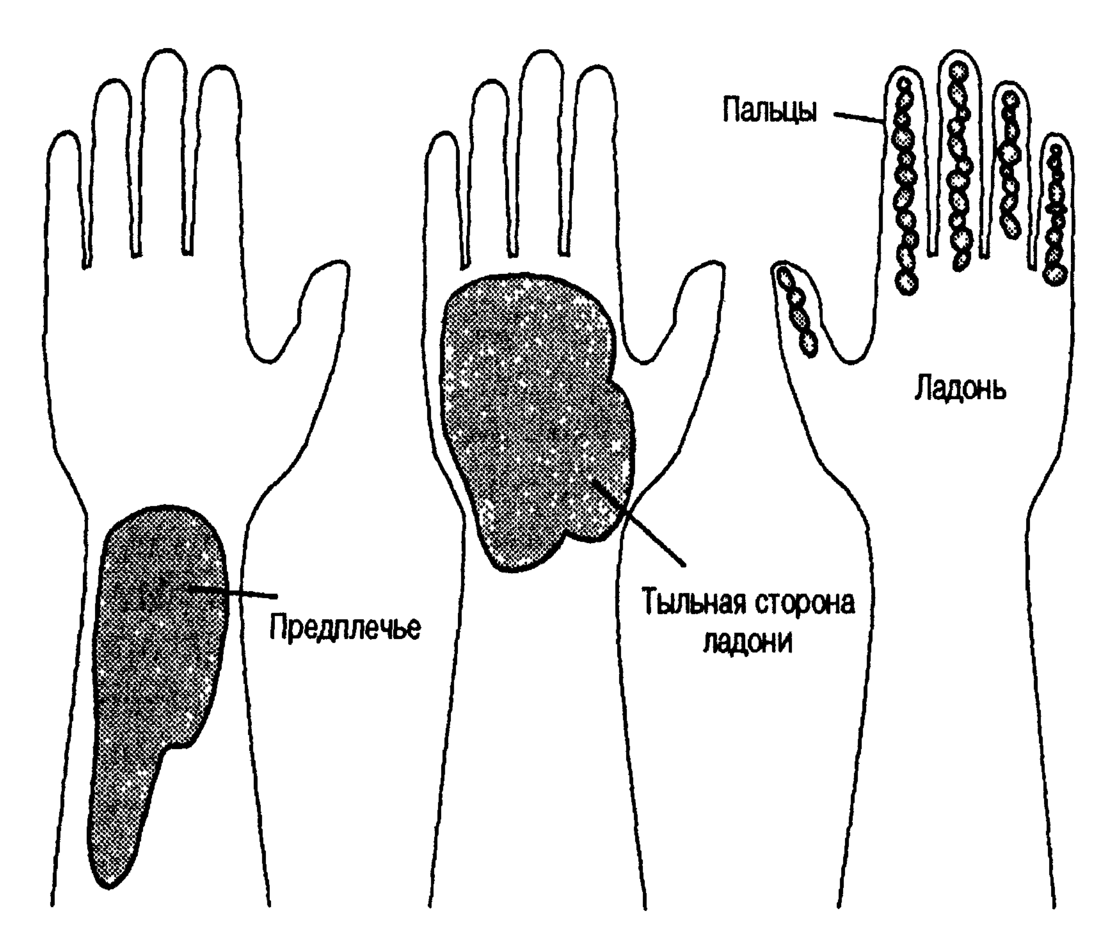


Рис. 16.5. Схематическое изображение рецептивных полей кистей рук и предплечья

Рецептивные поля обозначены темными пятнами. Пальцы исключительно чувствительны (их рецептивные поля очень малы) и благодаря этому хорошо приспособлены для выполнения мелких, точных движений. Менее чувствительные части руки, не принимающие участия в выполнении ответственных движений, например тыльная сторона кисти и предплечье имеют рецептивные поля, площадь которых достаточно велика

Более многочисленные и расположенные ближе друг к другу рецептивные поля передней спиноталамической системы служат тактильной активности пальцев и обеспечивают им возможность совершать мелкие и точные движения. Стимуляция тесно примыкающих друг к другу многочисленных рецептивных полей, каждое из которых является «представителем» лишь маленького участка кожи, делает возможным тонкое тактильное распознавание. Соматосенсорные нейроны, связанные с языком, губами и кончиками пальцев, т. е. с участками кожи, обладающими максимальной чувствительностью к давлению и осязанию (прикосновению) и потому — максимальным кортикальным представительством, имеют наименьшие по величине рецептивные поля и максимальное количество рецептивных полей на единицу площади.

Помимо нейронов, реагирующих на простую стимуляцию давлением, существуют и более сложные кортикальные нейроны, потенциал действия в которых возникает только при относительно специализированных *изменениях* стимуляции кожи. Например, некоторые нейроны практически не реагируют на давление или осязание, но становятся чрезвычайно активными, если текстурированная поверхность *перемещается* по коже в определенном *направлении* (Costanzo & Gardner, 1980; Darian-Smith et al., 1982). Другие клетки наиболее активно реагируют на определенным образом направленное движение острого края. Сложные клетки помогают коже распознавать, воспринимать и обрабатывать тактильную информацию, например идентифицировать и отличать друг от друга разные текстурированные поверхности, а также выявлять контуры объектов.

Как станет ясно из дальнейшего изложения, сложные клетки, реагирующие на кратковременные *изменения* в тактильной стимуляции, иннервируются нервными волокнами, быстро *адаптирующимися* к постоянной стимуляции.

Медленно и быстро адаптирующиеся волокна

Нервные волокна, иннервирующие и связывающие кожные рецепторы с нейронами мозга, адаптируются с разной скоростью. По своей реакции на способ стимуляции связанных с ними участков кожи они подразделяются на два вида (Johansson & Vallbo, 1979; Bolanowski et al., 1988). Волокна одного типа наиболее активно реагируют на давление, сохраняющееся в течение какого-то промежутка времени. Такие волокна называются **медленно адаптирующимися (МА) волокнами.** Иными словами, устойчивый паттерн потенциалов действия возникает в таких волокнах только при достаточно длительном давлении. Волокна второго типа реагируют только в тот момент, когда давление возникает (и, возможно, когда оно заканчивается). Эти волокна называются **быстро адаптирующимися (БА) волокнами** (Gardner & Palmer, 1990). Они быстро адаптируются и не реагируют на «пролонгированное» давление.

В образовании переднего и латерального спиноталамических проводящих путей участвуют волокна обоих типов, так что можно говорить о существовании волокон четырех видов: волокна с маленькими рецептивными полями, которые адаптируются либо быстро, либо медленно, и волокна с большими рецептивными полями, которые тоже адаптируются либо быстро, либо медленно. Волокна, принадлежащие к каждому из этих типов, передают мозгу совершенно определен-

ную нейронную информацию, поскольку они связаны с конкретным видом кожной стимуляции. Так, наряду с пространственными характеристиками кожного стимула, источником которых является рецептивное поле, кодируются и его, кожного стимула, адаптационные свойства. Это значит, что различия как в пространственных, так и во временны́х свойствах позволяют волокнам каждого типа сообщать мозгу об источнике стимуляции, воздействующем на их рецептивные поля, нечто новое, отличное от того, что сообщают ему волокна других типов, и дополняющее их информацию.

Мы описали лишь незначительную часть такой сложной системы, как проводящий путь кожной стимуляции. Тактильная перцепция требует также интеграции различных кортикальных нейронов, обрабатывающих информацию от других сенсорных модальностей. Как правило, чтобы мы могли получить осознанное представление о непосредственном окружении, стимуляция осязанием должна сочетаться с информацией о положении тела и с визуальной информацией.

Прикосновение и давление

Хотя мы и будем использовать термины «прикосновение» и «давление» как синонимы, эти кожные ощущения имеют немало отличий. Одно из основных отличий — отличие *пассивного прикосновения* (при котором наблюдатель не контролирует рецепцию стимуляции, как бывает, в частности, если ему на кожу кладут различные объекты) от *активного прикосновения* (при котором наблюдатель активно контролирует восприятие стимулов, например поднимает объекты) (Gibson, 1962, 1966). Многие результаты психофизических исследований, которые будут рассмотрены ниже, относятся к простым формам стимуляции, «навязанным» пассивным наблюдателям для определения порогов кожной стимуляции и связанных с ними основополагающих явлений. Иными словами, они касаются лишь пассивного тактильного опыта. В дальнейшем, рассматривая более сложные формы тактильной стимуляции, мы поговорим и об условиях, при которых имеет место активная тактильная стимуляция

Тактильная стимуляция и рецепция

Источники тактильной стимуляции. Хотя термином *тактильное* обычно называют любое ощущение, возникающее в ответ на кожную стимуляцию, правильнее использовать его для обозначения механической стимуляции, вызывающей деформацию кожного покрова, например изменение его формы. Как правило, ни постоянное по величине давление, ни давление, величина которого изменяется постепенно и ритмично, не вызывают заметной деформации кожи и вследствие этого не являются эффективными стимулами, способными вызвать кожные ощущения.

Рецепторы тактильной стимуляции. Несмотря на то что весь поверхностный слой кожи реагирует на стимуляцию давлением или прикосновением как единое целое, наибольшей чувствительностью к тактильной стимуляции обладают те части тела, которые играют роль «исследователей», — пальцы, кисти рук, некоторые участки рта и кончик языка. Менее чувствительные участки кожного покрова — кожа ног, предплечий и туловища — это те участки, которые связаны с менее важной для организма тактильной (или механической) стимуляцией.

Механическая стимуляция кожи воспринимается специализированными рецепторами, называемыми *механорецепторами*. Нервные волокна, связанные с этими рецепторами, передают нейронный импульс головному мозгу по проводящим путям спинного мозга. Выше уже отмечалось, что кожная информация обрабатывается специализированными участками *соматосенсорной коры*, топографически связанными с участками кожного покрова.

Экспериментальное подтверждение

Воздействие изменчивости стимула на тактильное восприятие

Вы сами можете легко убедиться в том, что для восприятия текстуры важное значение имеет изменчивость стимула. Закрыв глаза, попросите кого-нибудь положить на кончик вашего пальца кусочек ткани, имеющей ярко выраженную текстуру, например вельвета, замши, махровой ткани или полотна грубой вязки, и пусть он недолго полежит так, без движения. Хотя вы и осознаете, что к вашему пальцу что-то прикасается, вам, скорее всего, не удастся определить, что именно. Однако если кусок ткани будет перемещаться вдоль вашего пальца (или, что еще лучше, если вы проведете пальцем по ткани), вы без труда поймете, с какой именно тканью имеете дело. Этот простой пример подтверждает недостаточную чувствительность кожи к единообразной стимуляции давлением и высокую чувствительность к тактильной стимуляции, изменяющейся во времени и в пространстве (Hollins et al., 1993).

Тельца Пачини. Читатель уже знает, что тактильная стимуляция воспринимается рецепторами нескольких видов. Однако наиболее изученным — по причине его размера, доступности и исключительно высокой чувствительности к тактильной стимуляции — рецептором давления является заключенное в капсулу тельце Пачини (рис. 16.2 и 16.6). Эти рецепторы лежат в коже на относительно большой глубине (они также присутствуют в ткани суставов, сухожилий мышц и связок) и являются самыми крупными по величине кожными рецепторами, видимыми даже на лабораторных гистологических препаратах. Обычно их ширина равна 0,5 мм, а длина — 1 мм, однако эти параметры могут достигать 1 и 4 мм соответственно (Sherrick & Cholewiak, 1986).

Каждое тельце Пачини состоит из 50 или из большего числа имеющих форму луковицы концентрических слоев ткани и жидкости, которые окружают его сенсорный нерв. Благодаря такому большому числу защитных слоев тельце Пачини не реагирует на монотонную, непрерывную стимуляцию: потенциал действия воз-

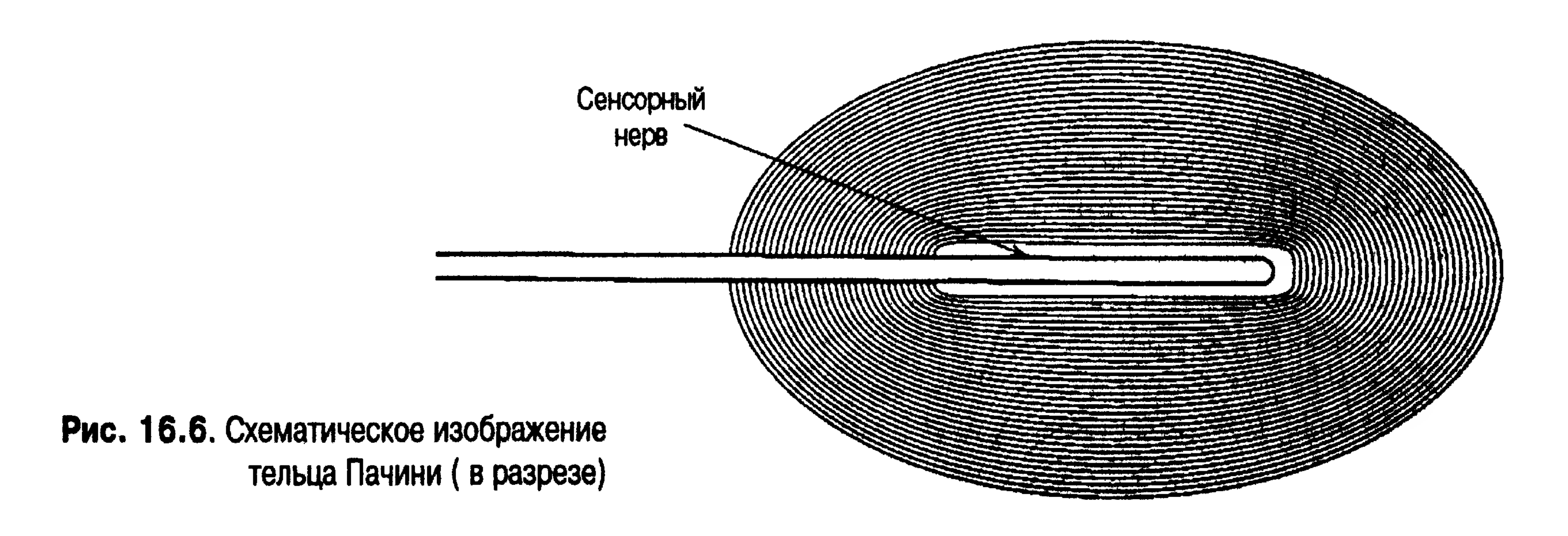


Рис. 16.6. Схематическое изображение тельца Пачини (в разрезе)

никает только в момент ее появления. Особенности строения телец Пачини обеспечивают их максимальную чувствительность в начальный (и конечный) момент быстротечной тактильной стимуляции, например к быстрым изменениям давления или вибрации, т. е. именно к такой стимуляции, которая имеет место, когда кончик пальца перемещается по текстурированной поверхности. То, что тельца Пачини реагируют только на изменения стимуляции и нечувствительны к продолжительному, стабильному давлению, свидетельствует об их иннервации БА-волокнами.

Тельца Пачини могут быть связанными с участками кожного покрова, имеющими большие рецептивные поля, но поскольку на некоторых участках их плотность чрезвычайно велика и они исключительно чувствительны к давлению (для возникновения потенциала действия в тельце Пачини достаточно смещения, равного 0,0001 дюйма (около 0,0025 мм), они являются эффективными источниками информации о локализации быстродействующего стимула и о некоторых свойствах его текстуры.

Пороги тактильной чувствительности

Абсолютный порог. Поверхность кожи очень чувствительна к легкому надавливанию. В идеальных условиях, которые могут быть созданы только в лаборатории, ощущение давления возникает уже при «смещени» кожи менее чем на 0,001 мм (Verillo, 1975). Однако чувствительность к тактильной стимуляции зависит не только от интенсивности самой стимуляции, но и от стимулируемого участка: разные зоны кожного покрова обладают разной чувствительностью. Нам известно, например, что лицо или кончики пальцев значительно чувствительнее к давлению, чем поверхность бедер или подошвы.

Для определения абсолютных пороговых уровней прикосновения или давления Уэйнстейн стимулировал различные участки кожи испытуемых тонкими нейлоновыми проволочками, откалиброванными таким образом, что оказываемое ими давление (в миллиграммах) было точно известно (Weinstein, 1968). Результаты его исследований правой и левой частей тел испытуемых, представленные на рис. 16.7, свидетельствуют о том, что наибольшей чувствительностью обладает лицо, за ним следуют некоторые участки туловища и далее — пальцы рук и руки (от кисти до плечевого сустава) (см. Stevens, 1990).

Локализация тактильного ощущения. Мы без труда определяем, какой именно участок кожи подвергается тактильной стимуляции. Если чешется спина, мы чешем именно то место, которое чешется, и так же легко распознаем легкое прикосновение к руке или к плечу. Способность к локализации тактильного ощущения на определенном стимулируемом участке кожного покрова называется **точечной локализацией**. Как и абсолютный порог, она зависит от стимулируемого участка кожи.

Поскольку основная сенсорная функция кожи заключается в информировании организма о его ближайшем окружении, нет ничего удивительного в том, что, как правило, к более точной точечной локализации приводит стимуляция таких мобильных участков тела, наделенных «исследовательской» функцией и тонким мускульным контролем за движениями, как кисти рук и рот (рис. 16.8).

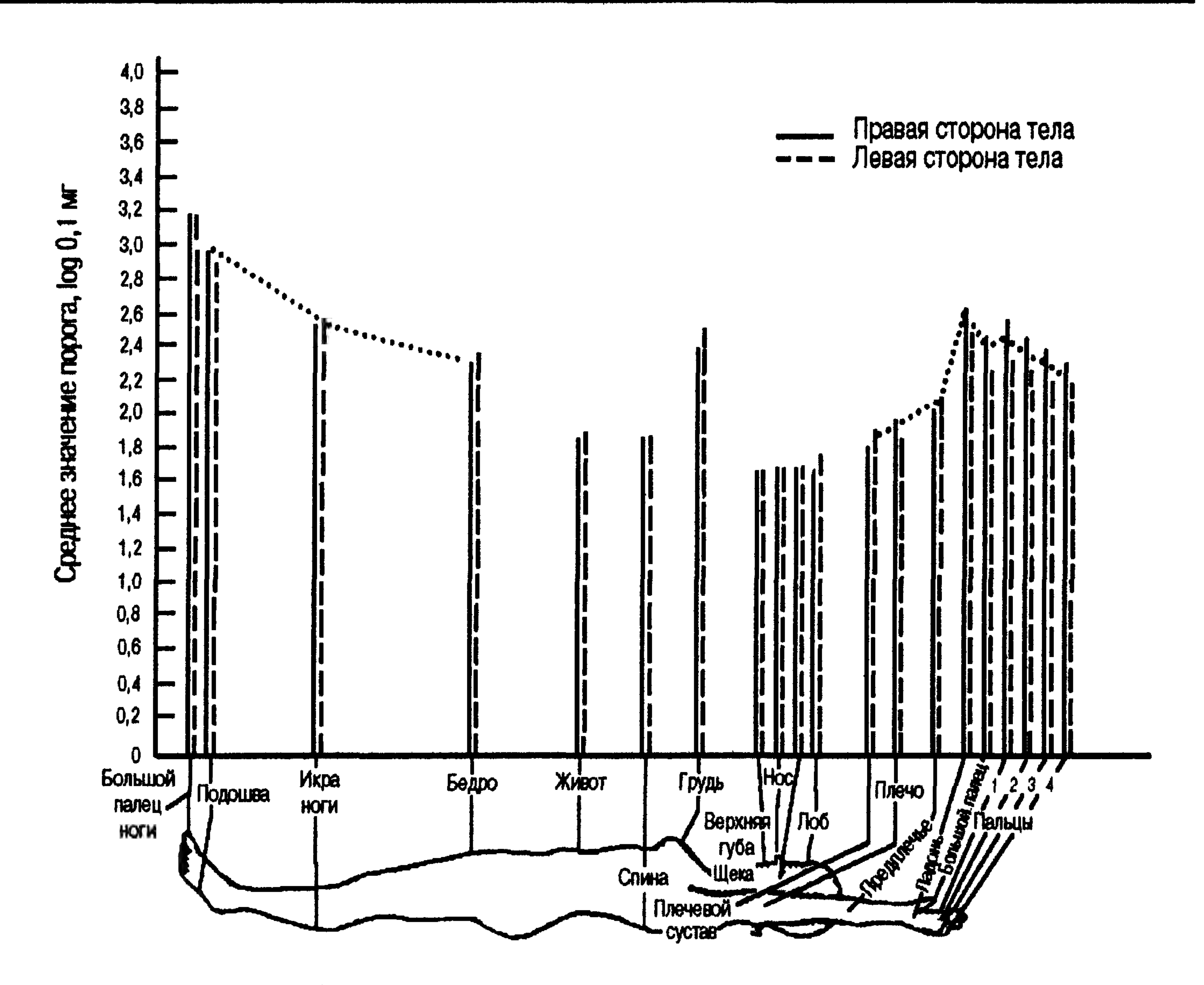


Рис. 16.7. Пороги тактильной чувствительности

На ординате отложена сила, которую необходимо приложить для достижения порогового уровня. На рисунке изображена женщина, но соответствующие пороговые уровни для мужчин идентичны. (*Источник*: S. Weinstein. Intensive and Extensive Aspects of Tactile Sensitivity as a Function of Body Part, Sex and Laterality. В кн.: D. R. Kenshalo (Ed.). *The Skin Senses*. Springfield. Ill. Charles C. Thomas, 1968, p. 201)

Например, стимуляция кончика пальца или губы локализуется исключительно правильно: ошибка определения точки стимуляции не превышает 2 мм; что же касается стимуляции руки (от локтя до плеча), бедра или спины, то ошибка при ее локализации превышает 1 см. Исходя из того, что нам уже известно о рецептивных полях и о кортикальном представительстве различных участков кожного покрова, можно сделать следующий вывод: точность локализации стимуляции данного участка кожного покрова напрямую зависит от кортикального представительства его рецепторов.

Пространственный порог тактильной чувствительности (*two-point threshold*). Вторым важным критерием локализационной способности кожи является **пространственный порог тактильной чувствительности**. Этим термином обозначается минимальное расстояние между двумя разными, но находящимися рядом точками, одновременная стимуляция которых вызывает два самостоятельных, отличных друг от друга тактильных ощущения (рис. 16.9). Если стимулируются две точки, расположенные очень близко друг к другу, возникнет одно тактильное ощущение. Как и в случае со способностью к локализации единичного стимула, наиболее чувствительные участки кожного покрова (т. е. кисти рук и некоторые части лица) имеют очень низкие пространственные пороги. Например, пространствен-

Пороги точечной локализации для мужчин

Рис. 16.8. Пороги точечной локализации

На ординате отложено расстояние между стимулируемой точкой и точкой, которую испытуемой воспринимает как стимулируемую. (*Источник*: S. Weinstein. Intensive and Extensive Aspects of Tactile Sensitivity as f Function of Body Part, Sex and Laterality. В кн.: D. R. Kenshalo (Ed.). *The Skin senses*. Springfield, Ill. Charles C. Thomas, 1968, p. 204)

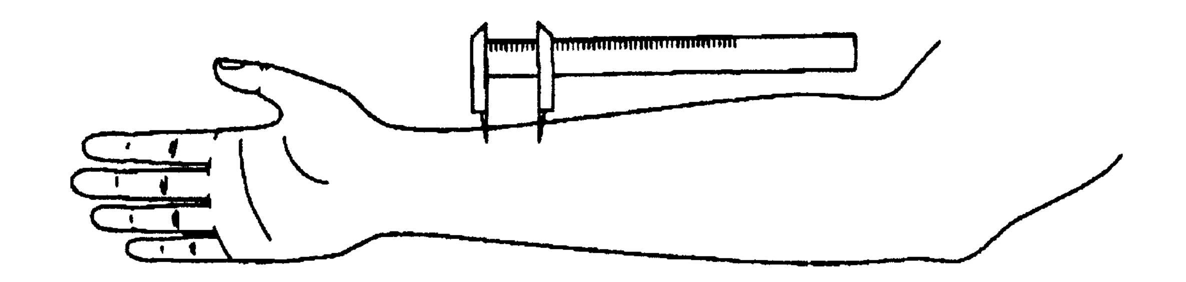


Рис. 16.9. Определение пространственного порога тактильной чувствительности

С помощью измерительного кронциркуля можно одновременно стимулировать две точки, находящиеся на разном расстоянии друг от друга. С его помощью обследуются разные участки кожного покрова и определяются минимальные расстояния между двумя точками, при которых их одновременная стимуляция воспринимается как два различных тактильных ощущения

ный порог для подвижного большого пальца руки равен примерно 4 мм (это значит, что, для того чтобы стимуляция двух точек большого пальца воспринималась как два разных ощущения, расстояние между точками не должно быть меньше 4 мм), а для относительно неподвижной икры ноги пространственный порог равен примерно 48 мм, т. е. он в 12 раз выше!

Хотя вам, возможно, не удастся получить точно таких же данных, вы сами можете определить пространственные пороги различных участков кожи другого человека, если воспользуетесь описанным ниже способом.

Экспериментальное подтверждение

Пространственный порог

Простым вариантом измерительного кронциркуля, представленного на рис. 16.9, являются, например, две зубочистки или два тонких гвоздика (или даже две выпрямленные канцелярские скрепки). Попросите испытуемого закрыть глаза, сложите вместе оба предмета и надавите ими на легкодоступный участок кожи, например на предплечье. Убедитесь в том, что ваш испытуемый чувствует один укол. Затем, раздвигайте стимулы, увеличивая каждый раз расстояние между ними на 1 мм, и спрашивайте своего испытуемого, что он чувствует – один укол или два разных укола. Когда расстояние между стимулами достигнет определенной величины, испытуемый скажет вам, что чувствует два разных укола. Запишите, на каком расстоянии друг от друга находились стимулы, когда вы впервые получили такой ответ. Это и есть пространственный порог тактильной чувствительности данного участка кожного покрова вашего испытуемого. Проделайте эту процедуру для таких чувствительных частей тела, как большой палец руки или ладонь, и для таких нечувствительных частей тела, как предплечье или спина. Тщательно выполнив все определения, вы подтвердите то, что разные участки кожного покрова имеют разные пространственные пороги тактильной чувствительности.

Иллюзия Аристотеля

Уникальное иллюзорное тактильное ощущение, связанное с именем Аристотеля (Benedetti, 1985) и носящее название **иллюзии Аристотеля**, связано с некоторыми из тех явлений, которые мы только что рассмотрели, и прежде всего — с локализацией тактильных ощущений. Согласно Бенедетти, Аристотель обратил внимание на то, что если скрестить два соседних пальца (проще всего скрестить средний и указательный пальцы) таким образом, чтобы их кончики образовали букву V, и простимулировать внутреннюю поверхность «буквы» каким-нибудь мелким предметом, например бусинкой, возникнет ощущение прикосновения *двух* бусинок. Вариант иллюзии Аристотеля представлен на рис. 16.10.

Экспериментальное подтверждение

Иллюзия Аристотеля

Выполните рекомендации, графически представленные на рис. 16.10. Скрестите пальцы так, как показано на рис. 16.10, *б*. Перемещая карандаш вперед-назад между двумя скрещенными пальцами, вы почувствуете два тактильных ощущения.

Согласно Бенедетти, который подверг иллюзию Аристотеля всестороннему анализу, необычный эффект — ощущение при скрещенных пальцах двух стимулов, когда на самом деле имеется только один (рис. 16.10, *б*), — это следствие того, что одновременно стимулируются такие участки кожи двух пальцев (а именно их наружная поверхность), которые обычно требуют применения двух стимулов (Benedetti, 1985, 1986a, 1986b, 1988, 1991). Иными словами, в обычных условиях один объект не способен вызвать стимуляцию наружных поверхностей двух разных

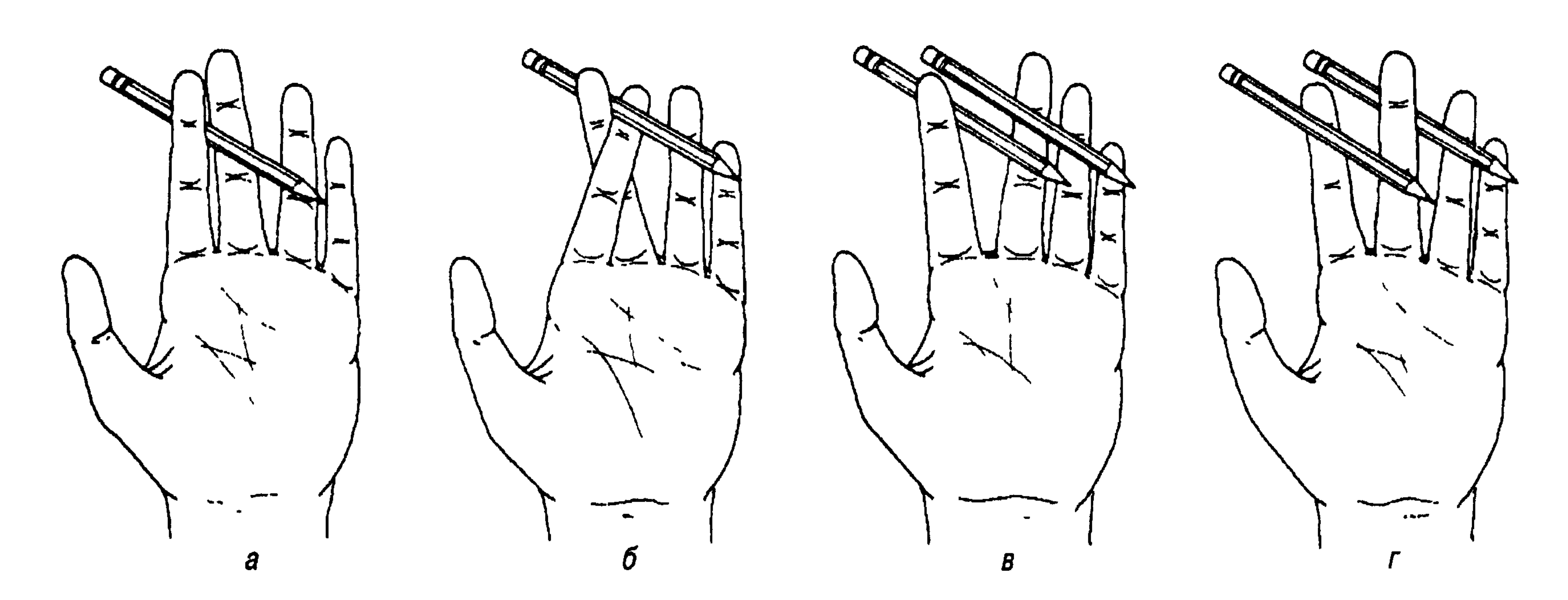


Рис. 16.10. Иллюзия Аристотеля: один стимул, создающий иллюзорное впечатление стимуляции двумя стимулами

Эффект иллюзии Аристотеля максимален, если эксперимент выполняется с закрытыми глазами. *а* – стимулируйте два пальца так, как показано на рисунке. Легкого вращения карандаша или авторучки вполне достаточно для того, чтобы почувствовать прикосновение одного стимула. *б* – скрестив пальцы и воспользовавшись тем же самым стимулом, вы почувствуете прикосновение двух стимулов. Сравните эти ощущения с теми, которые описаны ниже. *в* – одновременная стимуляция внутренних поверхностей двух нескрещенных соседних пальцев двумя стимулами вызывает ощущение прикосновения одного стимула. *г* – стимуляция наружных поверхностей нескрещенных пальцев вызывает два разных ощущения. Условия стимуляции в *б* принципиально тождественны условиям стимуляции наружных поверхностей нескрещенных пальцев в *г*, но последние, как следует из рисунка, требуют одновременного использования двух стимулов. (Обратите внимание на то, что хотя условия *б* и *г* и аналогичны, т. е. стимулируются наружные поверхности обоих пальцев, кожная и кинестетическая стимуляция, которая будет описана ниже, в обоих случаях разные.) Когда пальцы скрещены, трудно стимулировать точно те же самые участки кожи, которые стимулируются, когда пальцы не скрещены. Кроме того, когда пальцы скрещены, их положение относительно друг друга изменяется, что приводит к возникновению кинестетической стимуляции, отсутствующей в случае, когда пальцы не скрещены

пальцев, и типичный случай стимуляции наружных поверхностей двух нескрещенных пальцев — это их стимуляция двумя разными стимулами (рис. 16.10, *г*). Следовательно, стимуляция двух скрещенных пальцев одним объектом воспроизводит стимуляционный паттерн, обычно возникающий при стимуляции двумя стимулами, один из которых контактирует с наружной поверхностью одного пальца, а второй — с наружной поверхностью другого. Более того, поскольку стимуляция наружных поверхностей пальцев сигнализирует наблюдателю об использовании двух стимулов, пространственная информация, извлекаемая из стимуляции скрещенных пальцев, обрабатывается таким образом, что у испытуемого возникает то же самое ощущение, которое возникло бы у него, если бы пальцы не были скрещены.

Нейронный механизм, соответствующий этому описанию, предложен в одной из работ (Coren, Porac & Ward, 1984). Авторы предположили, что при стимуляции каким-либо объектом внутренних поверхностей двух скрещенных пальцев (рис. 16.10, *а*) информация о прикосновении поступает в два соседних или перекрывающих друг друга участка соматосенсорной коры и возникает одно ощущение. Как показано на рис. 16.10, *в*, при одновременном воздействии двух стимулов

на соседние участки кожи, возникает одно ощущение. Однако когда пальцы скрещены и стимулируются наружные поверхности обоих пальцев (рис. 16.10, *г*), информация поступает в разные, не связанные между собой участки соматосенсорной коры и возникает ощущение *двух прикосновений*.

Адаптация к прикосновению

Продолжительное монотонное давление или прикосновение может привести к уменьшению или полной утрате кожной чувствительности: наступает *адаптация* к прикосновению. Адаптация к давлению — общеизвестный факт. Например, требуется совсем немного времени, чтобы мы перестали ощущать давление ремешка от часов на запястье или одежды — на тело.

Время, необходимое для наступления адаптации, зависит от ряда факторов, и в первую очередь от интенсивности стимуляции и от величины стимулируемого участка кожного покрова. Время, необходимое для полной адаптации к монотонной пассивной стимуляции, прямо пропорционально ее интенсивности и обратно пропорционально площади стимулируемого участка кожи (Geldard, 1972). Чем интенсивнее стимуляция, тем больше времени требуется для того, чтобы кожное ощущение полностью исчезло, однако чем больше стимулируемый участок кожи, тем быстрее наступает адаптация. В реальной жизни индивидуум гораздо чаще *активно* контактирует с поверхностями и объектами, при этом интенсивность стимуляции постоянно изменяется. Ниже мы расскажем о некоторых формах комплексной информации, воспринимаемой индивидуумами при активном тактильном контакте с объектами.

Активное прикосновение как источник сложной тактильной информации

Система Брайля

Выше мы уже говорили о том, что пальцы исключительно чувствительны к точечной локализации и имеют очень низкий пространственный порог тактильной чувствительности. Поэтому нет ничего удивительного в том, что некоторые активные прикосновения могут быть источником разного рода сложной информации. Одним из примеров является известная всем **система Брайля** — алфавит для слепых, созданный французским тифлопедагогом Луи Брайлем (1809–1852) в 1825 г. Алфавит Брайля — это рельефно-точечный шрифт для «чтения» кожей, обычно — кончиками пальцев. Как следует из рис. 16.11 и 16.12, буквы и слова представлены различными комбинациями точек. Перемещая палец по шероховатым страницам, взрослый человек, хорошо знакомый с системой Брайля, может прочитать в минуту 200 слов, что следует признать выдающимся достижением, поскольку средняя скорость чтения у зрячих людей — 250 слов в минуту (Foulke, 1991; Foulke & Berla, 1978; Kennedy, 1984).

Текст Брайля может наноситься не только на стационарные бумажные страницы. Известен и разработанный с помощью компьютера тактильный полимерный дисплей многоразового пользования, с которого можно удалять одни точки и нано-

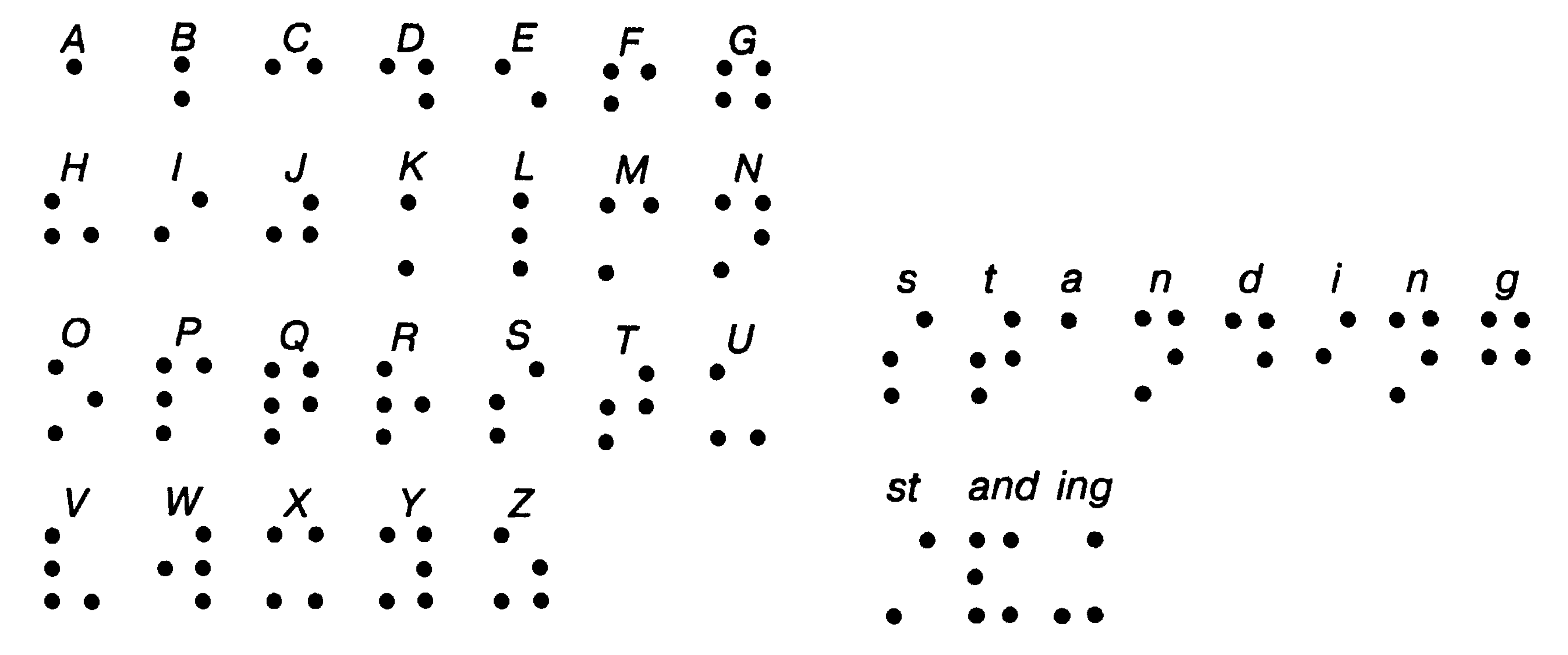


Рис. 16.11. Алфавит Брайля
Буквы и короткие слова представлены различными сочетаниями точек – от 1 до 6. Каждая точка выступает на 1 мм над поверхностью, а расстояние между точками равно 2,3 мм. (*Источник*: Kenshalo, 1978)

Рис. 16.12. Слово *standing*, написанное символами Брайля (верх) и в сокращенном виде с помощью символов, в которых распространенные сочетания букв объединены в определенные комбинации (низ). (*Источник*: Foulke & Berla, 1978)

сить другие (Chartrand, 1997). С помощью такого дисплея может быть создано множество документов, например диаграммы, электронные письма и базы данных *on-line*, которые затем сканируются компьютером и становятся доступными пользователям системы Брайля.

Поскольку система Брайля основана на тех же принципах, что и набор обычного текста, она имеет и многие преимущества, свойственные последнему. Так, читатели текстов Брайля могут варьировать скорость чтения и перечитывать материал, смысл которого не был сразу понят. Поскольку символы Брайля имеют определенное пространственное расположение, у пользователей есть возможность прочитать выделенные заголовки и обозначения отдельных параграфов. Более того, не исключено, что в основе восприятия обычного печатного текста и тактильного текста Брайля лежат одни те же базовые когнитивные методы. По данным Крюгера, буквы Брайля распознаются быстрее и точнее, когда они включены в слова, а не представлены сами по себе (Krueger, 1982b; Krueger & Ward, 1983; см. также Heller, 1980).

Опыт чтения текстов Брайля может также усовершенствовать и общее тактильное восприятие. По данным Стивенса, способность опытных взрослых слепых читателей текстов Брайля различать на ощупь объекты разной формы на 20% превосходит аналогичную способность зрячих людей с завязанными глазами (Stevens et al., 1996). Однако эти результаты нельзя интерпретировать как доказательство «тактильного превосходства» слепых над зрячими или как доказательство того, что их тактильная чувствительность выше, чем у зрячих. Скорее, более высокие достижения слепых при выполнении таких задач, как чтение текстов Брайля, свидетельствуют о степени их перцептивного научения и отражают приобретенное ими умение использовать такую сенсорную модальность, как тактильные ощущения (Grant et al., 2000).

Метод Тадомы

Как следует из опыта некоторых слепоглухих людей, комплексная кожная стимуляция может быть также использована для восприятия речи по **методу Тадомы** (Reed et al., 1982). Этот метод основан на том, что слушатель прикасается к определенным частям губ, лица и шеи говорящего человека, в результате чего его рука воспринимает некоторые сложные паттерны движений, совершаемых говорящим (рис. 16.13). Если речь не очень быстрая, а слушатель — достаточно опытен, он может достичь вполне приемлемого уровня понимания.

Рука человека, воспринимающего речь по методу Тадомы, контактирующая с голосовым аппаратом говорящего, воспринимает информативный паттерн изменений давления, или *вибраций*. Однако возможности метода Тадомы этим не исчерпываются. В работе (Krueger, 1982a, p. 13) описана глухая девочка, которая в темной комнате «слушала» и понимала речь своей подруги, положив руку ей на грудь. Второй эпизод связан с глухим человеком, который «слышал» и понимал вибрации, передаваемые от говорящего с помощью бильярдного кия или свернутого листа бумаги. Положив руку на радиоприемник, глухие люди, пользуясь этой техникой, основанной на передаче вибраций, могут «слушать» музыку. Не может не вызвать восхищения глухая музыкантша из Шотландии, «которая с помощью вибраций распознает звучание отдельных инструментов оркестра, великолепно модулирует тембр своего голоса и даже понимает слова» (Solomon, 1994, p. 44).

Кожное зрение: система тактильно-визуального замещения

Вторым возможным способом кожной коммуникации является использование кожного покрова для непосредственного восприятия визуальной информации. Группой исследователей была разработана **система тактильно-визуальной замещения** для преобразования визуального образа непосредственно в соответствующую образную картину кожного реагирования (White et al., 1970; Collins, 1971). Схема этой установки представлена на рис. 16.14. Установка для реализации спо-

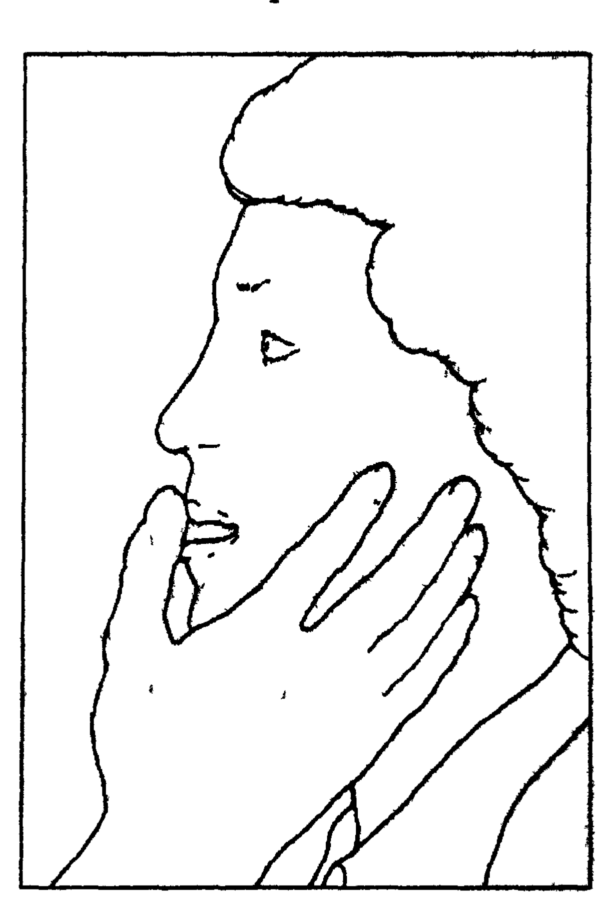


Рис. 16.13. Положение руки слушателя, воспринимающего речь по методу Тадомы

Рука слепоглухого «слушателя» касается лица и шеи говорящего человека. Большой палец «слушателя» находится в вертикальном положении, и его кончик касается верхней губы говорящего, а мизинец прижат к его нижней челюсти (к височно-мандибулярному сочленению), а остальные пальцы веером лежат на его щеке. «Слушатель» воспринимает информацию, непосредственно связанную с артикуляцией: стимуляцию, источниками которой являются движения губ и челюсти говорящего, колебания гортани и воздушный поток, выходящий изо рта. (*Источник*: J. M. Loomis and S. J. Lederman. «Tactual perception». In Handbook of Perception and Human Performance. Vol. II. New York: John Wiley, 1986, p. 311–9)

Изображение передается спинке кресла при помощи 400 вибраторов

Монитор

Компьютер

Рис. 16.14. Схема установки для реализации способа замещения визуальной стимуляции тактильной (*Источник* B M White, F A Saunders, L Scadden, P Bach-y Rita and C C Collins Seeing With the Skin *Perception & Psychophysics, 7,* 1970, p 26)

соба замещения визуальной стимуляции тактильной состоит из установленной на треноге телевизионной камеры, играющей роль «глаза» и связанной с матрицей размером 20×20 из 400 вибраторов, которая вмонтирована в стационарно зафиксированное зубоврачебное кресло (рис 16 15) Электроника трансформирует видеоизображение таким образом, что вибратор активен тогда, когда оно попадает на

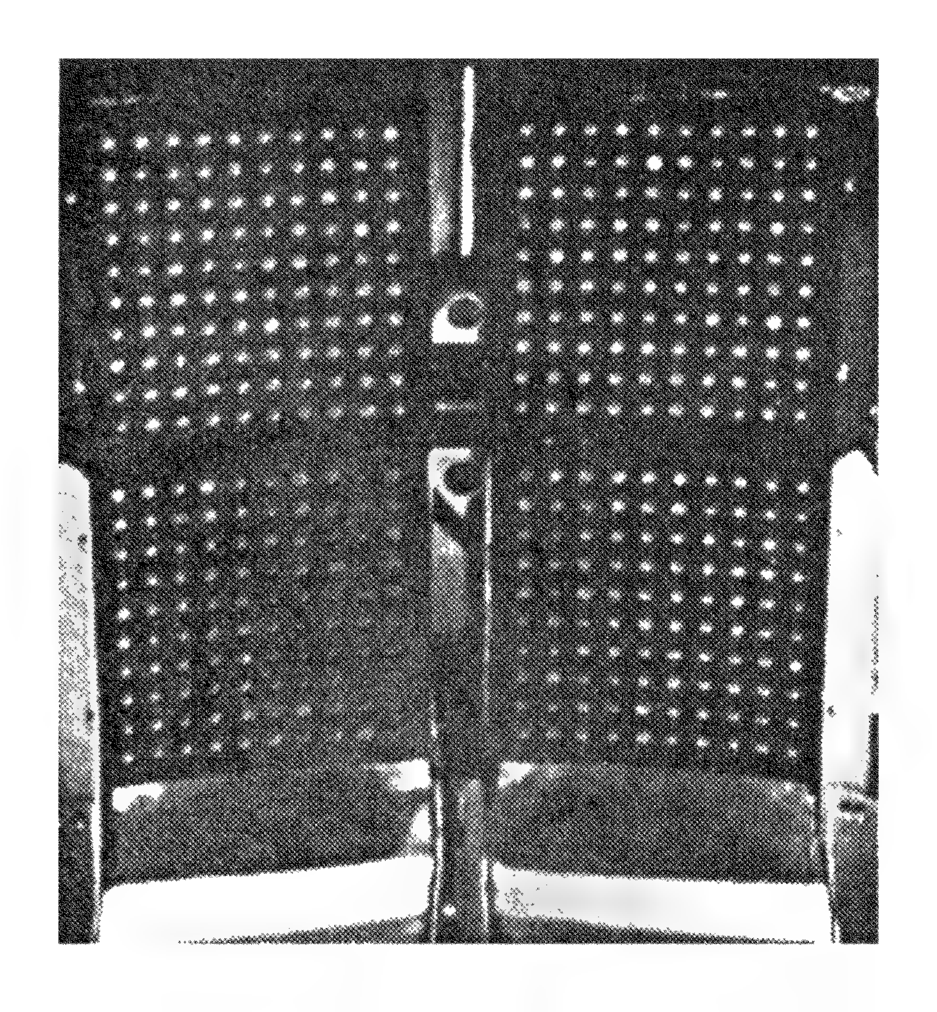


Рис. 16.15 Матрица вибраторов, вмонтированная в спинку кресла (*Источник* B M White, F A Saunders, P Bach-y-Rita and C C Collins Seeing With the Skin *Perception & Psychophysics,* **7,** 1970, p 26)

освещенный участок «поля зрения» видеокамеры. В тот момент, когда в объектив камеры попадает изображение, испытуемый, сидящий в кресле и прижимающийся спиной к его спинке, стимулируется определенным образом. Так, когда испытуемый разворачивает телевизионную камеру, паттерны интенсивности света, попадающие в ее объектив, дублируются паттернами вибрации, стимулирующими кожу спины испытуемого.

Результаты этого грубого тактильного представления визуального изображения поражают. После непродолжительного знакомства с системой испытуемые, как слепые, так и зрячие с завязанными глазами, могли воспринимать некоторые несложные визуальные дисплеи. Когда у испытуемых была возможность «сканировать» фигуры, поворачивая камеру, простые геометрические формы — круг, треугольник и квадрат — распознавались совершенно точно, а ошибки исправлялись немедленно.

Более того, опытные наблюдатели могли распознавать объекты и описывать их расположение на столе, когда камера направлялась на них сверху, под углом к горизонту, примерно равным 20°. Некоторые из предъявлявшихся объектов частично перекрывались объектами, расположенными на переднем плане, при этом определенные признаки глубины и удаленности, содержавшиеся в визуальной сцене, присутствовали и в соответствующем ей тактильном представлении. Одним из признаков расположения объекта в глубине было его расположение на вертикальной линии кожного дисплея: чем дальше лежал объект на столе, тем выше он располагался на тактильном дисплее.

Второй признак тактильного восприятия глубины основан на знакомой читателям обратной зависимости между величиной сетчаточного образа и физической удаленностью объекта от наблюдателя (подробно этот вопрос рассмотрен в главе 10 при описании константности восприятия размера). Изменение величины сетчаточного образа, всегда сопровождающее изменение расстояния между объектом и наблюдателем, также отражено в тактильных дисплеях, создаваемых системой тактильно-визуального замещения. Одним из тех, кто испытывался на описанной выше установке, был слепой психолог, который в течение многих лет рассказывал своим ученикам об этой обратной зависимости между сетчаточным изображением объекта и его физической удаленностью от наблюдателя, но по понятной причине ни разу не испытал этого на собственном опыте. Его ощущения от увеличения тактильного изображения по мере того, как объект оказывался все ближе и ближе к камере, и от его уменьшения, когда расстояние между камерой и объектом увеличивалось, можно назвать настоящим откровением.

Для эффективной работы на установке при реализации способа замещения визуальной стимуляции тактильной чрезвычайно важны некоторые обстоятельства. Принципиальное значение имеет положение телевизионной камеры: оно не должно быть фиксированным и испытуемый должен *активно* контролировать его. Когда испытуемые поворачивают камеру, «рассматривая» с ее помощью фигуры, образующие визуальный дисплей, одновременно изменяется и активность вибраторов, без чего невозможно осмысленное восприятие тактильной стимуляции.

Результатом дальнейшего усовершенствования способа замещения визуальной стимуляции тактильной явилось как расширение его возможностей, так и увеличние объема «сообщаемой» им тактильной информации. Для этой цели были разра-

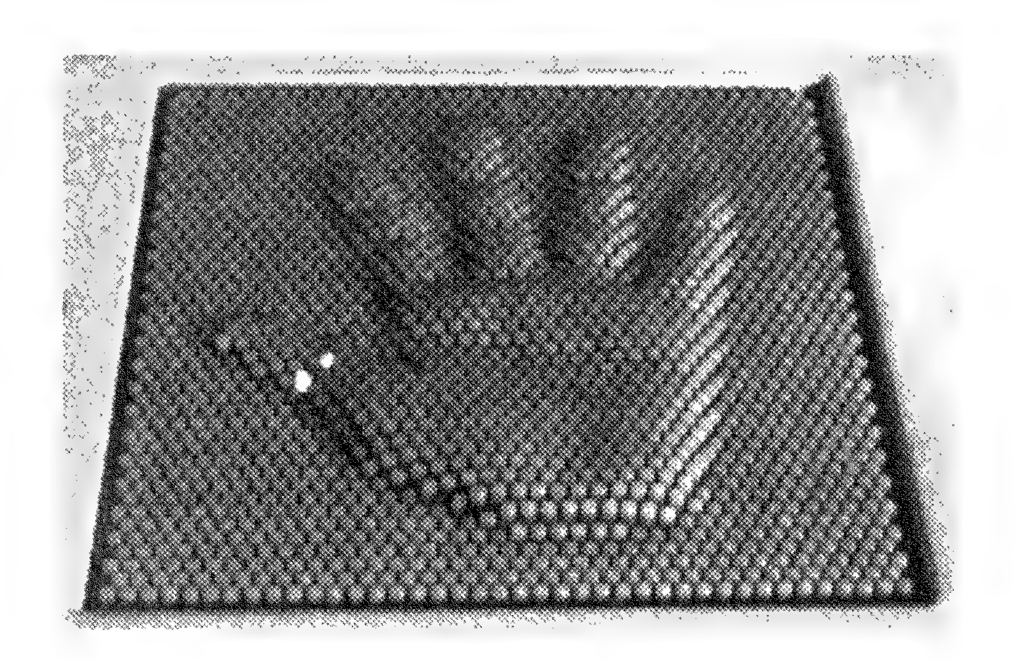


Рис. 16.16. Тактильный дисплей для восприятия визуальной информации пальцем и ладонью

Дисплей состоит из матрицы, образованной примерно 4000 булавок с закругленными тупыми концами, меняя высоту которых можно воспроизвести паттерн конкретного стимула. Расстояние между булавками – 2 мм, общая площадь дисплея – 120×120 мм. В качестве примера представлен паттерн ладони. (*Источник:* Shimisu, Saida & Shimura, 1993, p. 45)

ботаны различные варианты тактильных дисплеев, предназначенные для использования в сочетании с различными участками кожного покрова, в том числе с животом и лбом (Cholewiak & Sherrick, 1981), а также с кончиками пальцев и ладонью (Craig & Johnson, цит. по: Amato, 1992; Lambert & Lederman, 1989; Shimizu, 1986; Shimizu, Saida & Shimura, 1993; Jansson, 1999). Тактильный дисплей, форму и паттерн которого способны воспринимать незрячие люди, представлен на рис. 16.16.

На базе сложной тактильной информации незрячий человек способен понять многие аспекты зрительного восприятия пространства (Kennedy, 2000). Не исключено, что восприятие формы слепыми, основанное на тактильной информации, базируется на многих из тех пикториальных признаков, на которых базируется и восприятие формы зрячими людьми (D'Angiulli et al., 1998). Ощупывая «корректные» в пикториальном смысле этого слова поверхности, незрячие люди без труда понимают, каким образом на плоскости изображаются глубина, удаленность, наклон, градиенты текстуры, относительный размер и некоторые взаимосвязи между объектами (например, соотношения «фигура—фон» или «передний план»—«задний план») (Heller, 1991; Heller et al., 1996; Holmes et al., 1998; Kennedy, 1983; Kennedy & Campbell, 1985; Kennedy et al., 1991). Специально для тактильного восприятия слепыми создан ряд сложных и содержащих различные пространственные детали произведений искусства, включая скульптуры и барельефные фрески (Good, 1988; Kennedy, 1993; Kennedy, 1997, p. 65).

В следующем разделе мы расскажем о том, как сочетание кожной стимуляции с информацией о движении той или иной части тела и о ее положении в пространстве обеспечивает человека более подробными сведениями об окружающей обстановке.

Кинестезия

Рука — это уникальный инструмент, прекрасно приспособленный для изучения таких, например, особенностей окружающей среды, как форма различных объектов. Выше мы уже говорили о том, что, ощупывая различные поверхности, можно составить представление об их текстуральных особенностях. Однако когда рука ощупывает какой-либо объект, совершая различные движения, в том числе и хватательные, информация, получаемая кожными рецепторами, стимулируемыми давлением, объединяется с информацией иного рода, называемой *кинестезией*.

Кинестезией (или *кинестезисом,* от греческого слова *kineo,* что значит «двигать») называется восприятие положения части тела и движения, а именно позы, положения и движения в пространстве верхних и нижних конечностей и других мобильных частей тела (пальцев рук, запястий, головы, туловища, позвоночника); информация об их положении в пространстве иногда называется *проприоцепцией*). У кинестетического ощущения как минимум два источника механической стимуляции — движения суставов и движения мышц и сухожилий. Механорецепторами, воспринимающими информацию от суставов, являются рецепторы, представляющие собой разновидность телец Пачини и располагающиеся в мышцах, сухожилиях и подвижных суставах, а также цилиндры Руффини. Эти рецепторы стимулируются при соприкосновении образующих сустав поверхностей; такой контакт поверхностей возникает тогда, когда угол между костями, образующими сустав, отклоняется от значения, соответствующего их расположению в состоянии покоя. В известном смысле эти механорецепторы являются подкожными рецепторами давления.

Второй источник информации, вносящий свой вклад в кинестезию, — иннервация мышц и сухожилий. Мышцы и сухожилия, прикрепляющие их к костям, снабжены большим количеством нервных окончаний (такими рецепторами, как *тельца Гольджи* и тельца Пачини), а также сенсорными нервами, реагирующими на изменения натяжения при сжатии или растяжении мышечных волокон. Стимуляция соответствующих рецепторов приводит к возникновению паттернов потенциалов действия, которые приводят к восприятию определенных движений, например вытягивания конечности, или к восприятию напряжения, например связанного с поднятием тяжестей. Это значит, что при наличии сопротивления движению конечности ощущение напряжения становится частью общей кинестетической информации. Кроме того, рецепторы мышц и сухожилий могут участвовать и в контроле за проявлениями постурального рефлекса, автоматически приводя напряжение в соответствие с потребностями конечности.

Несмотря на то что кинестетическая стимуляция в отличие, скажем, от визуальной или аудиальной не создает четкого или осознанного ощущения, кинестетическая система — это постоянный источник важной пространственной информации о нашем теле. Не прикладывая для этого никаких усилий, мы знаем, какое положение в пространстве занимают и в каком направлении двигаются наши конечности, мы чешем именно то место, которое чешется, даже если не можем рассмотреть его; без страха спускаемся по лестнице, не глядя на собственные ноги; закрыв глаза, можем прикоснуться к кончику носа, и вообще, даже в темноте можем прикоснуться к любой части нашего тела.

Лабораторные исследования показали, что человек способен правильно указать направление с помощью конечностей, даже не пользуясь зрением (L. A. Cohen, 1958; Wood, 1969). Так, если попросить человека показать зажатой в руке указкой, где проходят гравитационная вертикаль или горизонталь, он ошибется не более чем на несколько градусов (Gibson, 1966; Rymer & D'Almeida, 1980). То, что находящиеся в суставах рецепторы действительно сообщают нам информацию об углах и расстояниях, подтверждается следующим фактом: любой человек способен как с открытыми, так и с закрытыми глазами достаточно точно раздвинуть ладони на

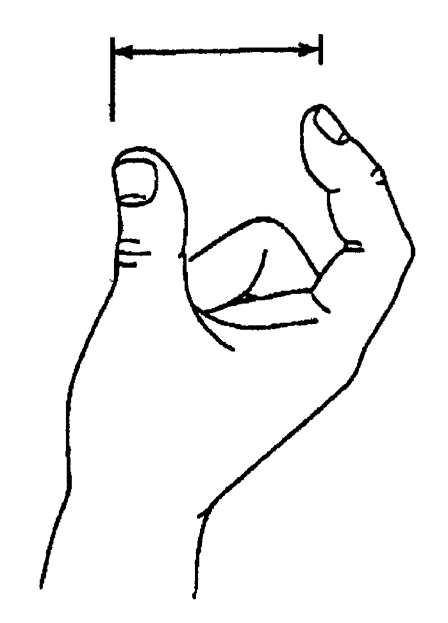


Рис. 16.17. Кинестетическая информация, источником которой являются суставы пальцев и запястья, используется для оценки длины. Расстояние между большим и указательным пальцами может служить единицей измерения толщины и небольших расстояний

определенное расстояние. Рецепторы, ответственные за это конкретное действие, располагаются в плечевых суставах и в связанных с ними мышцах. Точно так же с помощью указательного и большого пальцев можно верно показать ширину или длину небольшого объекта (рис. 16.17). В данном случае «работают» рецепторы, расположенные в суставах пальцев и в запястье. Точность выполнения подобных действий многократно подтверждена в лабораторных условиях (Jones et al., 1992; Teghtsoonian & Teghtsoonian, 1970; Wertheimer, 1954). И говоря о том, что можно «измерить» руками какой-то объект или сравнить два объекта, мы имеем в виду именно эти действия.

Щекотка и произвольная стимуляция

Когда мы специально стимулируем какой-либо участок собственного кожного покрова, испытываем ли мы те же самые ощущения, которые испытываем, если его точно так же стимулирует кто-то другой? Иными словами, одинаково ли воспринимаются собственные и чужие прикосновения? Мы часто прикасаемся к разным участкам собственной кожи, в том числе и к подошвам, ладоням, подреберью и подмышкам. С сенсорной точки зрения эти прикосновения проходят практически незамеченными. Но если *кто-то другой* прикасается к этим участкам нашего кожного покрова — даже если он в точности повторяет наши собственные движения, — в подавляющем большинстве случаев человек чувствует *щекотку*. В зависимости от конкретных особенностей подобных ситуаций и перцептивных обстоятельств это ощущение, **щекотка**, может быть приятным, даже очень приятным, и чрезвычайно неприятным, отвратительным (Christenfeld et al., 1997; Harris & Christenfeld, 1997). Рассмотрение вопроса о нейронной и психологической основе щекотки выходит за рамки данной главы, однако можно сказать, что она, во всяком случае отчасти, — следствие непредсказуемости и неупорядоченности, свойственных самой природе неинтенсивной тактильной стимуляции очень чувствительных участков кожи. Тем не менее мы можем рассмотреть вопрос о том, почему мы не в состоянии сами вызвать у себя ощущение щекотки.

Судя по всему, это происходит потому, что нервная система способна сравнивать самопроизвольную стимуляцию и стимуляцию, «навязываемую» нам извне, и отличать одну от другой. Когда мы намеренно прикасаемся к собственной коже, мы сначала посылаем моторную команду — эфферентный кинестетический сигнал конкретной мышце определенным образом прикоснуться к определенному участку кожи, и в мозге возникает соответствующее афферетное (входящее) тактильное ощущение. Аналогичный сигнал возникает в мозге и тогда, когда к этому участку кожи точно так же прикасается кто-то другой. Когда же речь идет о *произвольной* стимуляции собственной кожи самим человеком, этому сигналу соответствует (и с ним сравнивается) эфферентая моторная команда прикоснуться к данному участку кожи, посылаемая мозгом. (Должно быть, читатель уже вспомнил, что

в главе 8 мы говорили об упреждающем сигнале (утечке сигнала), когда объясняли, каким образом произвольные движения нейтрализуют, или отменяют, поток изображений, вызываемый этими самыми движениями.)

Когда мы, например, прикасаемся к своим подошвам, исходящие кинестетические эфферетные командные сигналы, посылаемые мышцам и сухожилиям пальцев, сравниваются с результирующими афферентными ощущениями, о которых «сообщают» подошвы. То обстоятельство, что прикосновение — произвольное, *исключает* внезапность, непредсказуемость, являющуюся характерной особенностью щекотки. Когда имеет место произвольная тактильная стимуляция, результирующее афферетное ощущение прикосновения в известной мере *ожидается* нервной системой, которая и нейтрализует, или отменяет, ощущение щекотки. Когда же к нашим подошвам прикасается кто-то другой (вызывая те же самые афферентные сигналы), отсутствуют соответствующие командные сигналы для сравнения с результирующим тактильным ощущением. В соответствии с этим без ожидания тактильного ощущения те же самые входящие афферентные тактильные сигналы воспринимаются как щекотка. Иными словами, произвольные прикосновения, совершаемые самим человеком, лишены такого отличительного признака щекотки, как непредсказуемость, но способны вызвать ощущение прикосновения.

Некоторые исследователи (Weiskrantz et al., 1971) изучили роль произвольной стимуляции как нейтрализатора щекотки, использовав специальное приспособление, с помощью которого можно было «дозировать» стимуляцию щекоткой и которым управляли либо экспериментатор, либо сам испытуемый, либо они оба таким образом, что рука испытуемого лежала на приспособлении и пассивно следовала за его движением. Результаты этого исследования таковы: самое сильное ощущение щекотки вызывалось действиями экспериментатора, самое слабое — произвольными движениями испытуемого, а ощущения, вызываемые экспериментатором и пассивным движением руки испытуемого, оказались посередине. Эти данные свидетельствуют о том, что стимуляция произвольными движениями как способ вызвать щекотку менее эффективна, нежели «навязанная» стимуляция, и что интенсивность испытываемого человеком ощущения щекотки зависит от того, насколько произвольны его движения (см. также Blakemore et al., 1999).

Блэкмор и ее коллеги с помощью ФМРТ изучили на нейронном уровне сенсорное различие между произвольной и внешней тактильной стимуляцией (Blakemore, Wolpert & Firth, 1998, 1999). (ФМРТ — функциональная магнито-резонансная томография — описана в главе 1.) Применение ФМРТ позволило «увидеть», как работает мозг испытуемого во время произвольной стимуляции его ладоней (он сам их стимулирует) и когда они стимулируются специальным приспособлением — губкой (внешняя стимуляция). Оказалось, что в случае внешней стимуляции нейронная активность того участка мозга, который обрабатывает тактильную информацию, — соматосенсорной коры — выше, чем при произвольных движениях испытуемого. К тому же были получены свидетельства в пользу того, что *мозжечок* — контролирующий движение и расположенный в стволе мозга центр — посылает ингибирующий (тормозящий) сигнал, снижающий или отменяющий соматосенсорную реакцию на произвольное прикосновение. Короче говоря, мозжечок *«предвидит»* ощущения, которые будут вызваны испытуемыми, пытающимися вызвать

у себя щекотку, и посылает в соматосенсорную кору сигнал, ингибирующий ее нейронную активность. В результате тактильные сигналы, вызванные произвольными движениями, либо заглушаются, либо вовсе подавляются. Следовательно, когда мы пытаемся пощекотать самих себя, мозжечок предвидит сенсорный результат подобной стимуляции и нейтрализует его, ингибируя соматосенсорную кору.

Гаптическая система

Сочетание кожной и кинестетической стимуляции образует основу канала восприятия, называемого **гаптической системой** (от греческого слова *hapsis* — «хватать» или «держать»). Гаптическая система отвечает за восприятие геометрических свойств — формы, размеров и пропорций тех объектов, с которыми мы вступаем в контакт. Более того, когда мы совершаем с объектами разные манипуляции, например берем их в руки, взвешиваем на ладони, поглаживаем, сжимаем, растягиваем и ощупываем их края, гаптическая система не только извлекает из этого информацию об их форме, но также и информацию о весе и консистенции (рис. 16.18). Более того, точное представление об объекте может быть составлено на основании весьма беглого «тактильного знакомства» с ним, названного авторами работы (Klatzky & Lederman, 1995) «гаптическим взглядом». Например, не обязательно осматривать чашку, чтобы понять где находится ручка, взявшись за которую можно ее поднять, для этого вполне достаточно просто ощупать края чашки.

Согласно Дж. Дж. Гибсону (Gibson, 1966), одним из первых понявшему важность гаптической системы для нормального тактильного познания мира, осязание

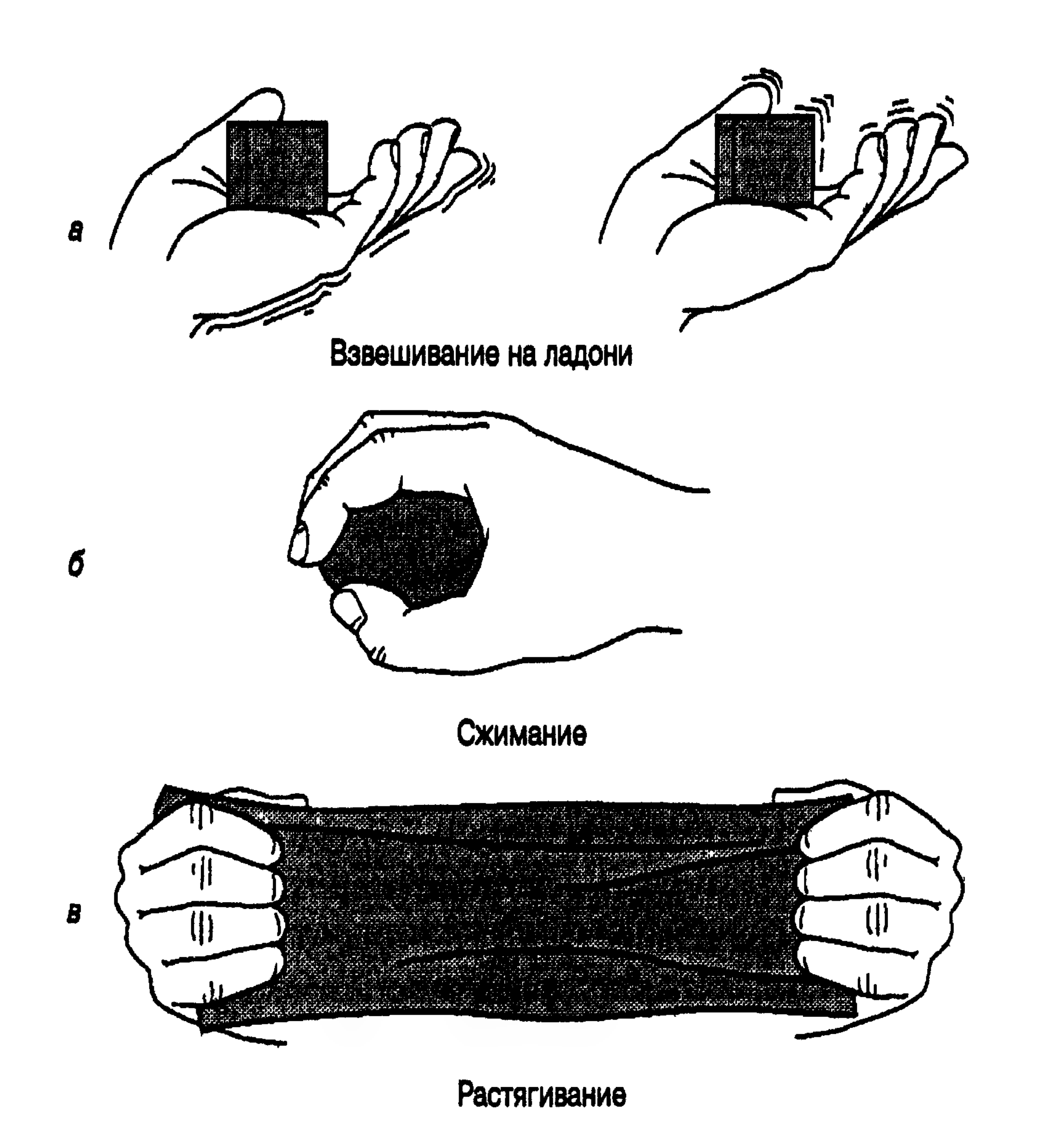


Рис. 16.18. Примеры гаптического восприятия

Чтобы определить вес объекта, мы взвешиваем его на ладони – *а*, т. е. мы опускаем и поднимаем ладонь, что создает определенный паттерн кожной и кинестетической стимуляции. Чтобы определить, твердый объект или мягкий, жесткий или эластичный, мы либо сжимаем его – *б*, либо растягиваем – *в*. В первом случае мы узнаем, насколько он тверд или мягок, во втором – насколько он эластичен

в буквальном смысле этого слова приводит организм «в соприкосновение» с окружающей средой. (Следует также отдать должное и Дэвиду Кацу, чьи работы немало способствовали признанию важной роли осязания, см. Krueger, 1970, 1982a; Katz, 1989.) Обратите внимание лишь на некоторые функции гаптической перцепции:

> ...восприятие рукой текстуры ткани, восприятие ртом текстуры пищи, ощущение вибрации в машине или в приборе, сигнализирующей о нормальной работе или о неполадках, распознавание трехмерных объектов и их пространственной конфигурации, восприятие изъянов поверхностей объектов и грязи на них, обследование внутренних органов с помощью пальпации, обследование не видимых глазом частей зуба с использованием дентальных проб, а также восприятие веса, центра тяжести и момента инерции поднятых на определенную высоту объектов. Гаптическое восприятие играет чрезвычайно важную роль в социальных и сексуальных контактах людей, в развитии личности и в эстетических предпочтениях как в сфере искусства, так и в повседневной жизни (Loomis & Lederman, 1986, p. 31–26).

Как правило, гаптическое восприятие — это результат самых разнообразных отношений индивидуума с окружающим миром. В действительности большинство произвольных, перцептивно-моторных контактов являются источниками смешанной стимуляции — кожной и кинестетической. Например, когда мы, для того чтобы идентифицировать объект, ощупываем его, источником информации о его форме становится положение наших пальцев (кинестетическая стимуляция) и его контакт с нашей кожей (кожная стимуляция) (Lederman & Klatzky, 1996; 1998). В основе этого *единого* по своей сути ощущения лежат согласованные действия различных рецепторов. Более того, проводящие пути кожных и кинестетических ощущений функционально связаны между собой: информация о кожной и кинестетической стимуляции поступает в один и тот же участок соматосенсорной коры и исследователям всегда было удобнее изучать их вместе. Короче говоря, системы обработки кинестетической и кожной информации функционируют как единая перцептивная система.

Источником кинестетической и кожной информации, необходимой для гаптического восприятия, является не пассивная кинестетическая и кожная стимуляция, а *активное прикосновение:* одновременная кинестетическая и кожная стимуляция — результат целенаправленных, произвольных действий, известных под названием *динамичного прикосновения* (Gibson, 1966; Turvey, 1996). Когда мы говорим, что прикасаемся рукой или пальцами к какому-то объекту или когда мы сжимаем или держим что-то, это значит, что мы аккумулируем именно такую стимуляцию. Общеизвестный пример такой гаптической способности — *тактильная стереогнозия.*

Тактильная стереогнозия

Тактильной стереогнозией (пространственной чувствительностью) (от греческих слов *stereos* — твердый, объемный и *gnosis* — знание) называется знакомая всем способность весьма точно воспринимать на ощупь пространственные твердые объекты. Известны результаты одного исследования, авторы которых изучили способность 20 испытуемых идентифицировать знакомые всем предметы только на основании результатов их ощупывания (Klatzky, Lederman & Metzger, 1985). Испы-

туемым с завязанными глазами было предложено идентифицировать при помощью осязания 100 различных предметов, среди которых были зубная щетка, луковица, канцелярская скрепка, отвертка и вилка. Результаты впечатляют: из 2000 ответов примерно 96% были правильными, причем все они были получены не позднее чем через пять секунд после того, как испытуемый брал предмет в руки.

Тактильные протезы. Когда говорят о динамическом прикосновении, имеют в виду не только пальцы и кисти рук. Выше, описывая систему тактильно-визуального замещения, мы уже говорили о том, что поверхность спины, не очень чувствительная к прикосновению часть кожного покрова, может быть вполне надежным источником информации, если стимуляция носит не пассивный, а *активный* характер. При надлежащей организации стимуляции весьма информативными могут быть разные участки кожного покрова. Например, «пальцы» искусственных рук, протезы, называемые *«чувствующими протезами»*, позволяют носящему их человеку испытывать ощущение прикосновения. Контактные сенсоры, встроенные в кончики пальцев искусственной руки, генерируют узнаваемые сигналы в виде высокочастотных колебаний. Большой и указательный пальцы передают каждый свою частоту, а третья частота генерируется тремя остальными пальцами. При контакте пальцев с поверхностями и объектами колебания передаются в место соединения протеза и культи утраченной конечности, в результате чего ампутант чувствует вибрацию руки. По словам создателя этого протеза, пластического хирурга, его пациенты быстро начинали различать три сигнала от разных пальцев и могли извлекать кое-какую тактильную информацию о поверхностях и объектах при непосредственном обследовании их «пальцами» (V. C. Giampapa, 1989).

Разработчики протезов не ограничиваются созданием таких конструкций, которые позволяют ампутантам получать и обрабатывать сенсорную информацию. Недавний вариант пятипалой искусственной руки расширяет возможности ампутантов и позволяет им манипулировать механическими пальцами с определенной сноровкой (Abboudi et al., 1999). Движения одного из них или нескольких пальцев сразу контролируются напряжением сохранившихся сухожилий культи, передаваемым микропроцессором. Подобный протез позволяет ампутантам выполнять некоторые операции, обычно выполняемые рукой, например делать хватательные движения, сгибать и разгибать пальцы и ритмично постукивать ими. Один из них тремя искусственными пальцами даже исполнял на рояле короткую пьеску (правда, значительно медленнее, чем следовало бы).

Способ повышения чувствительности пальцев к шероховатости поверхности

Способ увеличения чувствительности кожи к активной, произвольной стимуляции давлением или прикосновением очень прост. Чтобы не пропустить никаких изгибов и неровностей поверхности любого объекта, достаточно положить на нее тонкий лист бумаги: пальцы, перемещающиеся по бумаге, более чувствительны, чем пальцы, перемещающиеся по непокрытой поверхности (Gordon & Cooprt, 1975). Этот способ увеличения чувствительности пальцев, известный как **способ повышения чувствительности пальцев к шероховатости поверхности** (Loomis & Lederman, 1986), давно используется ремесленниками различных специальностей и авто-

слесарями, ремонтирующими кузова автомобилей, для проверки гладкости отреставрированных, обновленных или изготовленных заново поверхностей. Согласно Ледермэну (Lederman, 1978), когда голые пальцы перемещаются по какой-то текстурированной поверхности, на их кончики действует сила, направленная латерально (так называемое срезающее усилие), которая маскирует некоторые критически важные стимулы, вызывающие деформацию кожи вследствие шероховатости поверхности и проявляющиеся в виде силы, направленной нормально, т. е. вниз. Когда же на обследуемой поверхности лежит лист бумаги, он уменьшает действие латерально направленной силы, что, в свою очередь, снижает «маскирующий эффект». В результате, когда человек ощупывает поверхность через тонкий лист бумаги, его чувствительность к всевозможным неровностям возрастает по сравнению с той, какая была у него при ощупывании той же поверхности, не покрытой бумагой. В этом легко убедиться самому.

Экспериментальное подтверждение

Способ повышения чувствительности пальцев к шероховатости поверхности

Потрите пальцами глазированную поверхность керамического горшка в том месте, которое кажется вам гладким. (Альтернативная поверхность – кузов автомобиля. Помните, что правильный выбор поверхности важен. Согласно Грину – Green, 1981, – описанный нами способ повышения чувствительности пальцев к шероховатости применим не ко всем поверхностям.) Затем возьмите очень тонкий лист бумаги (не толще луковичной кожуры или листа папиросной бумаги, которой обычно перекладывают листы копирки в пачке), положите его на поверхность, которая кажется вам гладкой, и проведите по нему пальцем. На этот раз керамическая поверхность покажется вам менее гладкой, чем тогда, когда вы ощупывали ее без бумаги.

Произвольные движения позволяют нам также оценить и *твердость* поверхности. Даже в отсутствие такого признака, как особенность отраженного звука (эха), одного лишь непродолжительного постукивания ногтями по поверхности иногда бывает достаточно для того, чтобы сказать, с чем именно мы имеем дело: с деревом, металлом или пластиком (Geldard, 1972).

Температурная чувствительность

Как уже отмечалось в начале главы, одна из функций кожного покрова заключается в регулировании теплообмена между телом и окружающей средой за счет усиления (или ослабления) теплопоглощения или теплоотдачи. Когда температура тела заметно повышается, избыточное тепло из внутренних органов сначала поступает в сеть капиллярных подкожных кровеносных сосудов, а затем через кожу — в окружающий воздух. Одновременно открываются кожные поры, заполненные потом, при испарении которого на воздухе кожа охлаждается. Когда же температура тела значительно падает, тепловой поток к коже перекрывается, поры закрываются (появляется так называемая «гусиная кожа») и человека начинает трясти: движение мышц сопровождается выделением тепла и он постепенно согревается. Кожа также источник температурных ощущений. Эти ощущения возникают в результа-

те кожной стимуляции температурой той поверхности, с которой кожа контактирует. Функционирование системы терморегуляции тела основано на температурной чувствительности кожи. Известно, что экстремальные температурные условия для большинства животных губительны. Следовательно, чтобы выжить, они должны получать информацию о том, с какой скоростью их тела аккумулируют и отдают тепло. Когда скорость тепловыделения слишком велика (и тело охлаждается), организм должен уменьшить теплоотдачу, т. е. ему либо нужно найти какое-то укрытие, которое сыграет роль термоизоляции, либо источник тепла в виде солнечного света или огня. Точно так же, если тело слишком быстро нагревается, что свидетельствует о высокой скорости теплопоглощения, организм ищет способ охладиться. Помочь ему в этом может либо тень, либо кратковременное погружение в воду. Следовательно, у нас есть основания рассматривать сенсорную модальность, предназначенную для восприятия термической информации, как адаптивную систему, помогающую избегать перегрева и переохлаждения, а потому способствующую поддержанию температурного равновесия организма.

Терморецепторы и термочувствительные точки

Температурная чувствительность не связана с анализатором какого-то *одного* типа, однако полагают, что роль рецепторов термической стимуляции играют свободные нервные окончания определенного вида, которые являются также и рецепторами болевых ощущений. Более того, на тепло и холод реагируют разные терморецепторы, лежащие под кожей на разной глубине. Рецепторы, реагирующие на холод, располагаются довольно близко к поверхности, а детекторы тепла — более глубоко (Carlson, 1991). Возможно, именно этим объясняется несколько более высокая чувствительность к стимуляции холодом, чем к стимуляции теплом. Кроме того, потенциалы действия возникают в нервных волокнах, иннервирующих как рецепторы холода, так и рецепторы тепла, только при соответствующей стимуляции. В «теплых волокнах» потенциалы действия активно возникают при повышении температуры (45°С, или 113 °F, или выше), при уменьшении температуры скорость их возникновения падает. Что же касается «холодных волокон», то они активны только при стимулировании холодом, а по мере увеличения температуры скорость возникновения в них потенциалов действия понижается. Температурные интервалы, при которых активны как рецепторы тепла, так и рецепторы холода, перекрываются: при температуре от 30 до 45 °С (от 86 до 113 °F) активны как одни, так и другие.

Терморецепторы в виде термочувствительных точек, диаметр которых равен примерно 1 мм, распределены по поверхности кожи неравномерно. Результаты изучения реакции кожного покрова на термостимуляцию свидетельствуют о том, что некоторые точки особенно чувствительны к теплу, в то время как другие, более многочисленные, проявляют повышенную чувствительность к холоду. Однако, как следует из рис. 16.19, чувствительность данной термочувствительной точки с течением времени заметно изменяется. Отчасти изменение чувствительности может быть результатом изменения температуры самого кожного покрова, в частности результатом нормального теплообмена, теплопроводности и конвекции тепла вследствие испарения влаги с поверхности кожи, а также результатом расшире-

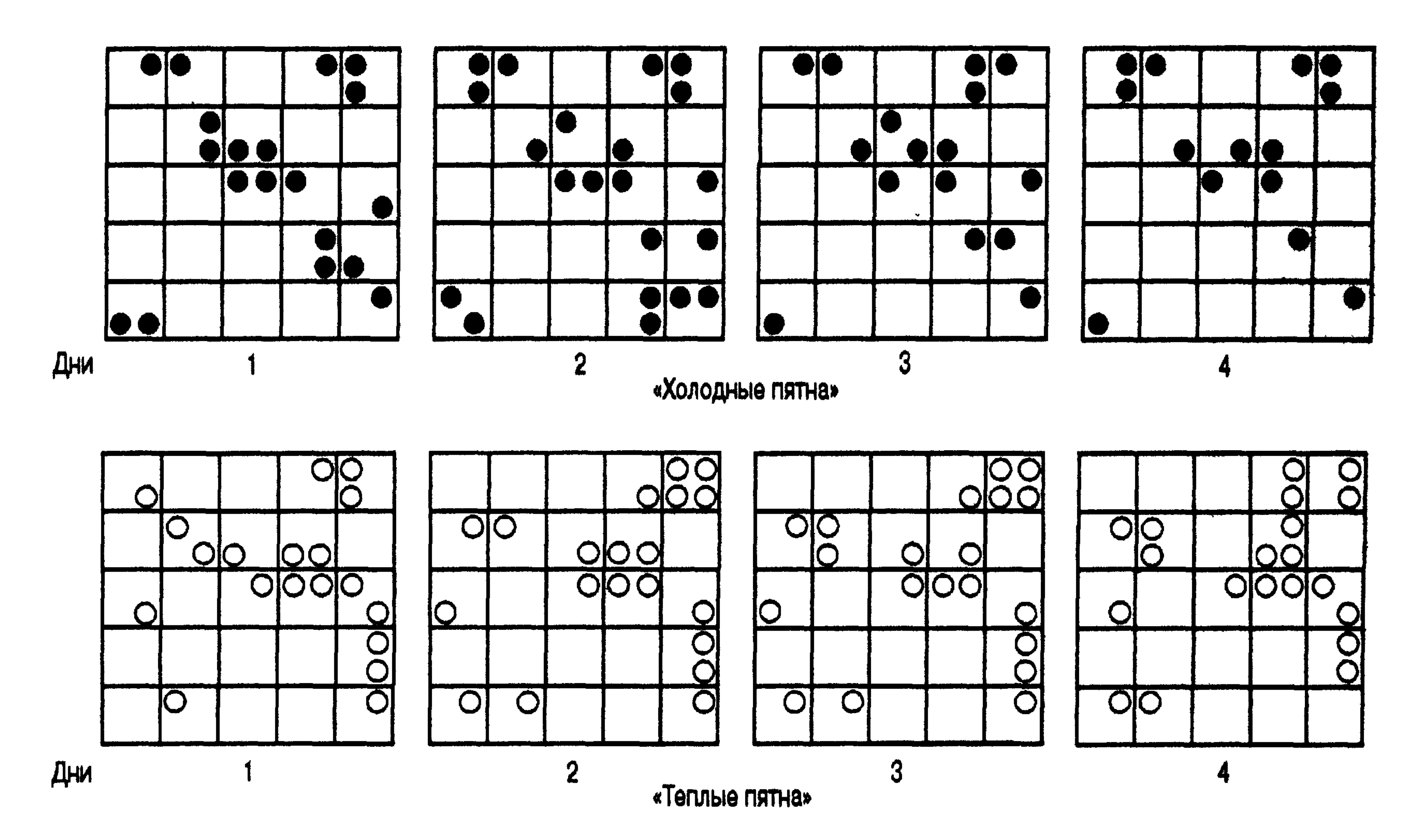


Рис. 16.19. Карта холодных и теплых точек

В течение четырех дней изучались термочувствительные точки одного и того же участка кожи предплечья (площадь участка равна 1 см^2, диаметр точек – 1 мм). Черные кружки — холодные точки, светлые – теплые точки. Обратите внимание на то, что хотя день ото дня распределение точек несколько изменяется, ему все же присуща и определенная стабильность. (*Источник*: K. M. Dallenbach. The Temperature Spots and End-Organs. *American Journal of Psychology, 39*, 1927, p. 121)

ния и сжатия кровеносных сосудов, пронизывающих подкожную ткань. Сочетание всех этих факторов вместе или любая комбинация лишь некоторых из них могут быть причиной того, что в отличие от точечной локализации стимуляции прикосновением или давлением точечная локализация термической стимуляции выражена значительно слабее (Green, 1977). Однако это не мешает поверхности тела пребывать в относительно стабильном термическом равновесии с окружающей средой. Температура кожи лица и прикрытых одеждой частей тела близка к 35 °С (95 °F), температура кожного покрова кистей рук и предплечья – около 33 °С (91 °F), а под языком, конечно же, – 37 °С (около 98,6 °F). Температура тех частей тела, которые плохо снабжаются кровью, например мочки уха, может быть значительно ниже (20 °С или 68 °F).

Теплопроводность

Ни температура кожного покрова как таковая, ни температура поверхности или среды, с которой кожа соприкасается, не дают оснований для точного прогноза характера теплового ощущения. Термины «теплый» и «холодный» — это относительные понятия, используемые для характеристики температуры кожи по сравнению с температурой окружающих объектов, с которыми она контактирует. Объекты более теплые, чем кожа, кажутся при прикосновении теплыми, так как тепловая энергия передается от них коже (благодаря проводимости или излуче-

нию); объекты, температура которых ниже, чем температура кожи, кажутся на ощупь холодными, поскольку они «забирают» у кожи тепловую энергию. Это подтверждается наблюдением, в соответствии с которым при постоянной комнатной температуре многие поверхности кажутся на ощупь теплыми или холодными. Причина подобного явления заключается в том, что термические ощущения отчасти являются следствием *скорости*, с которой тепло передается коже или от нее, а теплопроводность разных поверхностей разная. Скорость, с которой объект или поверхность передают тепло участку кожи, с которым соприкасаются, или поглощают излучаемую им тепловую энергию, называется **теплопроводностью.**

Так, прикосновение руки к медной или алюминиевой поверхности (или, что, возможно, более знакомо, стояние босиком на кафельном полу ванной комнаты) всегда вызывает ощущение холода, ибо эти поверхности имеют высокую теплопроводность. В отличие от них ткани и многие деревянные поверхности, имея низкую теплопроводность, либо вообще не вызывают никаких термических ощущений, либо кажутся чуть теплыми. Характер термоощущений во многом зависит от теплопроводности поверхностей и объектов, с которыми контактирует кожа. Вторым важным фактором, влияющим на термоощущения, является *термическая адаптация.*

Термическая адаптация

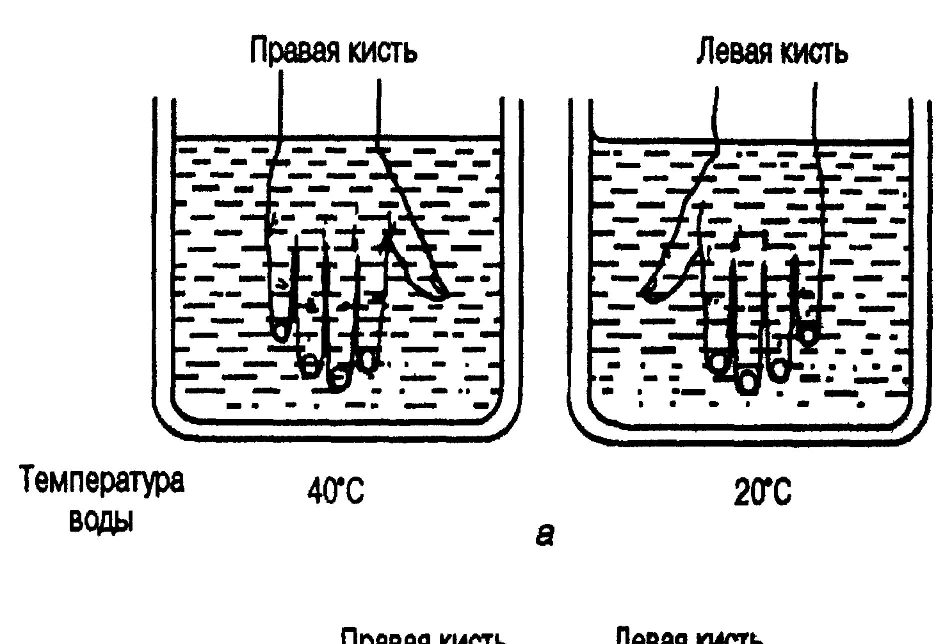
Термическая чувствительность кожи склонна к адаптации Оказавшись в тепле или на холоде, например нырнув в плавательный бассейн или погрузившись в наполненную ванну, человек сперва может почувствовать либо холод, либо тепло, однако постепенно это термическое ощущение ослабнет и вода в зависимости от предшествовавшего купанию термического ощущения — будет казаться ему либо слегка прохладной, либо чуть теплой. Продолжительная стимуляция холодом или теплом снижает термическую чувствительность, т. е. повышает пороговые значения холодовой и тепловой чувствительности соответственно. Более того, стимуляция теплом или холодом одновременно воздействует и на чувствительность к холоду, и на чувствительность к теплу. При адаптации к тепловой стимуляции одновременно снижается порог холодовой чувствительности, т. е. возрастает чувствительность к стимуляции холодом. Точно так же продолжительная стимуляция холодом снижает порог тепловой чувствительности, в результате чего ощущение тепла способны вызвать и более низкие температуры, чем обычно.

Физиологический нуль. Уникальной особенностью полной адаптации к термической стимуляции является то, что перестают восприниматься термические свойства того стимула, к которому достигнута адаптация, испытуемый не ощущает ни тепла, ни холода и стимул воспринимается им как нейтральный. Температура адаптации, не способная вызвать термоощущения, называется **физиологическим нулем**. Вокруг каждой температуры, к которой достигнута адаптация, или физиологического нуля, есть узкий температурный интервал, при котором не возникает ни теплового, ни холодового ощущения. А это значит, что существует некая *нейтральная зона* полной термической адаптации, или термической индифферентности. Величина этой нейтральной зоны зависит от ряда факторов, но обычно она на 2–4 °С больше или меньше физиологического нуля. Следовательно, чтобы стимул

вызвал термоощущение, он должен лежать за пределами нейтральной зоны, а характер результирующего термоощущения зависит от направления смещения температуры.

Обычно физиологический нуль совпадает с нормальной температурой кожи, равной 33 °С (91 °F). Следовательно, стимуляция температурой, близкой к этому значению, не вызывает ни теплового, ни холодового ощущения. Однако температура кожи, при которой возможно состояние, характеризующееся как физиологический нуль, значительно отличается от этой величины. Демонстрационный опыт, авторство которого приписывают английскому философу Джону Локку (1690), иллюстрирует эту мысль. Как следует из рис. 16. 20, испытуемый опустил правую кисть в воду, температура которой равна 40 °С (104 °F), а левую — в воду, температура которой равна 20 °С (68 °F). Поначалу правая рука чувствует тепло, а левая — холод. Но уже через несколько минут наступает термическая адаптация и ни правая, ни левая кисти не испытывают никаких ощущений. Если после наступления адаптации опустить кисти обеих рук в воду, температура которой равна 33 °С (91 °F), то правая рука, адаптировавшаяся к теплой воде (40 °С), будет воспринимать ее как холодную, а левая рука, адаптировавшаяся к холодной воде (20 °С), будет воспринимать ее как теплую. В результате термической адаптации произошло смещение физиологического нуля обеих рук.

Подобная зависимость восприятия температуры нового термического стимула от температуры, адаптация к которой перед этим наступила, свидетельствует так-



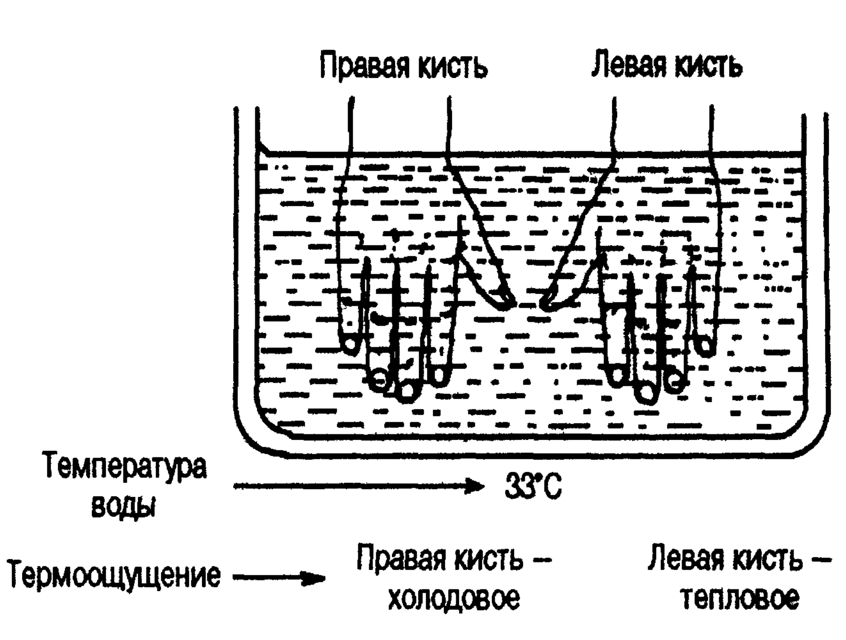


Рис. 16.20. Влияние термической адаптации

а – кисти рук опущены в воду с разной температурой и адаптируются к разным термическим условиям. *б* – когда после наступления адаптации обе кисти оказываются опущенными в воду с температурой 33 °С, правая кисть, адаптированная к теплу, испытывает холодовое ощущение, а левая кисть, адаптированная к холоду, испытывает тепловое ощущение. Подобное влияние адаптации свидетельствует о том, что кожа – плохой индикатор физической температуры

же о том, что кожа не может быть источником точной термической информации. Как следует из рис. 16.20, вода одной и той же температуры воспринимается одной рукой как холодная, а другой — как теплая. Следовательно, термическое ощущение в большей степени определяется *отношением* температуры поверхности кожи к температуре ее окружения, нежели абсолютной физической температурой последнего. Подобная трактовка объясняет появление знакомого всем кратковременного ощущения холода, когда летом выходишь из плавательного бассейна с подогревом воды, из горячей ванны или из душа. То, что мы при этом ощущаем, есть результат адаптации кожи к температуре воды в бассейне, в ванне или в душе. Даже если воздух в помещении бассейна или в ванной комнате достаточно теплый, по сравнению с водой он все равно кажется холодным (Ощущение холода может вызвать и испарение воды с поверхности кожи, и этот эффект не зависит от абсолютной температуры помещения.) Следовательно, кратковременное холодовое ощущение, аналогичное тому, которое испытывала правая рука (см. рис. 16.20), — следствие разности температур, или *температурного дифференциала*.

Чем ближе температура к экстремальному значению, тем больше времени требуется для полной адаптации к ней. Но полная термическая адаптация возможна только в относительно узком температурном интервале. Полная адаптация к экстремальным температурам никогда не наступает. При погружении кистей рук в очень холодную или очень горячую воду возникнут устойчивые холодовые или тепловые ощущения. Как правило, адаптация возможна только к температурам, лежащим в интервале 16–42 °C (61–108 °F). Однако интервал температур, к которым возможна адаптация, зависит от того, какой именно участок кожного покрова стимулируется. Так, установлено, что кожа предплечья адаптируется только к температурам, лежащим в очень узком интервале — от 29 °C (84 °F) до 37 °C (99 °F) и что внутри этого интервала сравнительно невысоких температур быстро достигается физиологический нуль (Kenshalo & Scott, 1966). Если температура ниже нижнего и выше верхнего пределов этого интервала, полной термической адаптации не наступает и человек продолжает испытывать либо холодовое, либо тепловое ощущение.

Парадоксальные и синтетические термоощущения

При определенных условиях точки холода («холодовые пятна») — небольшие участки кожи, реагирующие только на стимуляцию холодом, способны вызвать холодовое ощущение и при воздействии очень теплого стимула (45–50 °C, или 113–122 °F). Этот феномен, описанный в 1895 г. фон Фрэем, называется **парадоксальным холодом**. Он парадоксален потому, что стимуляция теплом вызывает холодовое ощущение. Нейронное объяснение этого явления базируется на том, что некоторые нервные волокна, иннервирующие точки холода, активно реагируют не только на стимуляцию низкими температурами, но и на стимуляцию высокими температурами. Независимо от того, как именно они стимулируются, точки холода вызывают *только* холодовое ощущение.

Аналогичным образом возможно испытать и *тепловое* ощущение при определенной стимуляции повышенной температурой. Если стимул с температурой, рав-

ной 45°С, воздействует на небольшой участок кожи, чувствительный как к тепловой, так и к холодовой стимуляции, возникает сильное тепловое ощущение. Точки тепла, как им и положено, активируются тепловой стимуляцией, но парадокс заключается в том, что одновременно та же самая тепловая стимуляция активирует и точки холода. Тепловое и холодовое ощущения, вызванные одной и той же тепловой стимуляцией, накладываются друг на друга, и возникает сильное результирующее тепловое ощущение (Geldard, 1972; Sherrick & Cholewiak, 1986).

Имитация, или синтез, подобного теплового ощущения достигается одновременной стимуляцией теплом и холодом соседних точек кожи, чувствительных к теплу и к холоду. Один из способов подобной имитации основан на использовании системы рашпера (*heat grill*), представленной на рис. 16.21. По змеевикам течет вода, имеющая разную температуру: вода в одном змеевике имеет температуру, равную 20 °С (68 °F), а вода во втором змеевике — 40 °С (104 °F). Если прикоснуться к змеевикам той частью руки, которая имеет как холодовые, так и тепловые точки, возникает сильное тепловое ощущение, примерно такое же, какое вызывает стимул с температурой 50–60 °С (122–140 °F). Тепловое ощущение, испытываемое некоторыми людьми, настолько сильно, что они быстро отдергивают руку, словно боятся обжечься, хотя змеевики вовсе не горячие. То, что «тепловое» ощущение, вызванное этими змеевиками, иллюзорно, подтверждается результатами исследований с помощью ПЭТ, которые свидетельствуют об усилении нейронной активности кортикальных зон, обычно не принимающих участия в обработке термической информации (Craig et al., 1996). (Обращаем ваше внимание на то, что такие ощущения, как парадоксальный холод, и описанная выше реакция на

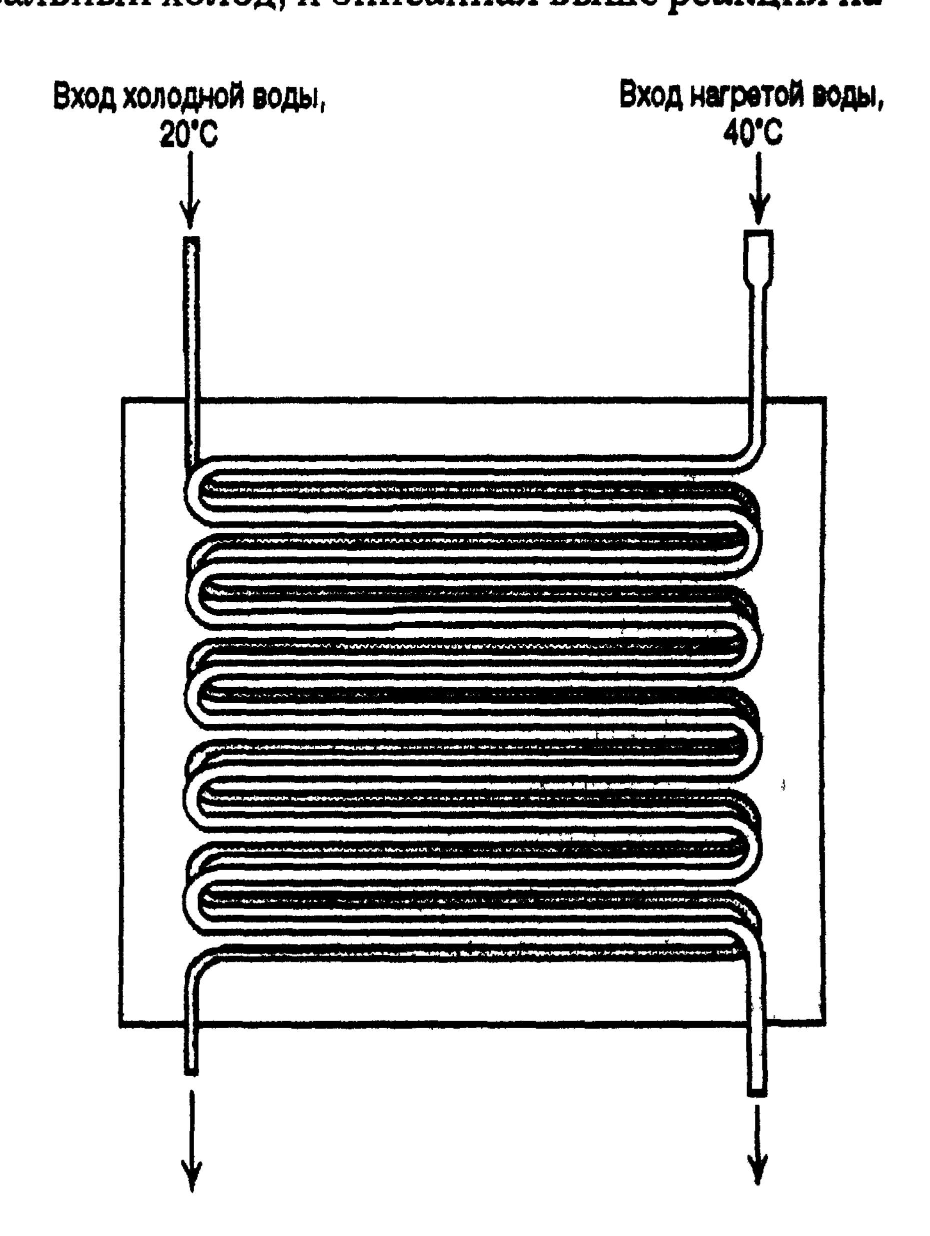


Рис. 16.21. Система рашпера

По одному змеевику циркулирует холодная вода, а по второму – нагретая. Если плотно прижать к змеевикам руку, возникает сильное тепловое ощущение, хотя ни в одном из змеевиков нет горячей воды

змеевики, по которым течет вода с разной температурой, свойственны вовсе не всем людям; это подчеркивает субъективный и в известной мере неустойчивый характер термической кожной чувствительности и вызываемых ею ощущений (Geldard, 1972; Sherrick & Cholewiak, 1966))

Попадание на кожу некоторых термически нейтральных химических препаратов также способно вызвать определенные температурные ощущения Наиболее известный пример, возможно,— это ощущение холода, возникающее при попадании ментола на слизистые оболочки Некоторые синтетические соединения, избирательно стимулируя периферические кожные рецепторы, вызывают холодовые ощущения (Wei & Seid, 1983) Такие знакомые многим химические соединения, как серный эфир, спирт, ацетон и бензин, попадая на кожу и испаряясь, тоже вызывают холодовые ощущения. Известны также и химические соединения, вызывающие тепловые ощущения; к ним относятся диоксид углерода (при условиях, предотвращающих его испарение), метилсалицилат (производные которого содержатся в некоторых растительных маслах, например в масле *Gautheria procumbents*) и капсаицин (действующее начало красного стручкового перца — паприки, кратко описанный ниже, в главе 18). Они вызывают незначительное раздражение и прилив крови к коже, результатом чего и становится сильное тепловое ощущение.

Боль

Когда температура кожного покрова приближается к экстремальным значениям, т. е. когда кожа сильно нагревается или охлаждается, термическое ощущение смешивается с болевым. Это сочетание имеет адаптивный характер, поскольку чрезмерная термическая стимуляция чревата травмой кожи Как правило, болезненная термическая стимуляция вызывает немедленную реакцию, которая защищает организм от вредного влияния экстремальных температур, в некоторых случаях — и от летального исхода. Восприятие боли играет важную биологическую роль: оно предупреждает организм о потенциальной угрозе его жизни.

Функция восприятия боли

Хотя повреждение кожного покрова не является ни необходимым, ни достаточным условием возникновения болевого ощущения, многие стимулы, вызывающие боль, потенциально опасны, и нередко стимуляцией, вызывающей боль, становится само такое повреждение. При определенных условиях интенсивная термическая и аудиальная стимуляция, так же как и чрезмерная стимуляция светом, давлением, химикалиями и электрическим током, может причинить организму серьезный вред. Следовательно, способность к болевым ощущениям — важное достижение эволюции, способствующее выживанию биологических видов. Самый очевидный результат подобных ощущений — стремление как можно быстрее освободиться от их источника и тем самым избавить себя от еще больших неприятностей.

Неспособность испытывать боль может быть исключительно неадаптивной, о чем свидетельствуют многочисленные травмы, нанесенные себе людьми, страдающие редкой наследственной формой хронической нечувствительности к боли (Hirsch et al., 1995). Информация о членовредительстве как следствии патологи-

ческой нечувствительности к боли включает сведения о серьезных травмах кожи, мягких тканей и костей, об ожогах, полученных в результате контактов с горячими поверхностями и жидкостями, а также с едкими химикалиями, и даже об откусанном кончике языка (Cohen, Kipnes et al., 1955). Людям, не чувствительным к боли, ничего не стоит сломать такие важные для жизни суставы, как коленный, голеностопный или локтевой, а также некоторые трубчатые кости, потому что они не понимают, какую силу нужно прикладывать при выполнении таких, казалось бы, простых движений, как ходьба или вытягивание конечности. Результаты одного клинического исследования свидетельствуют о том, что не чувствительные к боли дети, не испытывая никаких неприятных ощущений, выдавливают глаза из глазниц, вырывают зубы и ногти, а мальчики никак не реагировали на сдавливание яичек (Jewesbury, 1951).

К наиболее изученным и драматичным примерам хронической нечувствительности к боли, который также свидетельствует о важности как болевых механизмов, так и о важности ее восприятия, относится случай, описанный в одной из публикаций (Baxter & Olszewski, 1960). Пациентка, юная студентка колледжа, была абсолютно нормальным во всех отношениях человеком, за исключением одного: она никогда не испытывала боли. То, что она нечувствительна к боли, обнаружилось в раннем детстве. Она так часто прикусывала язык, что он был постоянно деформирован. Типичные детские травмы, включая бесчисленные порезы, синяки, ожоги, обморожения и нарывы (а также их вскрытие), не причиняли ей никакой боли. Кроме того, у нее никогда не болели ни голова, ни зубы, ни уши, ни живот. К 8 годам она уже трижды побывала в больницах в связи с ортопедическими проблемами, которые продолжились и в более зрелом возрасте. К этому времени она, осознав свою необычную нечувствительность к на самом деле болезненным ранам мягких тканей, научилась принимать меры предосторожности против потенциально опасных травм, которые могли бы остаться не замеченными ею.

В возрасте 22 лет она была подвергнута серьезнейшему неврологическому обследованию, в результате которого была подтверждена ее нечувствительность ко всем опасным воздействиям. Например, продолжительное пребывание в ледяной (0 °С, или 32 °F, 8 мин) или в горячей (50 °С, или 122 °F, 5–8 мин) воде не причиняло ей никакой боли. Попытки определить ее болевой термический порог были прекращены, когда температура стимула достигла такого значения, при котором мог произойти ожог кожи, а пациентка по-прежнему не чувствовала никакой боли. Интересно отметить, что у нее полностью отсутствовали такие физиологические реакции на боль, как учащенный пульс, повышенное артериальное давление и учащенное дыхание. Однако она, как и ожидалось, продемонстрировала эти физиологические реакции, когда ее подвергли напряженным психологическим тестам, не связанным с использованием физически опасных стимулов. Несмотря на свою нечувствительность к боли, она реагировала на прикосновение и определяла точку его приложения, а также отличала теплые объекты от холодных, к какой бы части ее тела их ни прикладывали, даже если разница между двумя температурами была незначительной. Неврологическое обследование этой пациентки не выявило у нее никаких признаков органических изменений нервной системы.

Однако ее ортопедические проблемы, начавшиеся еще в детстве, с годами еще более обострились. К 23 годам вследствие патологических изменений в позвоночнике и тазобедренном суставе она начала хромать, вскоре за этими неприятностями последовала слабость мышц нижних конечностей. Она перенесла несколько ортопедических операций, включая декомпрессию и сращение позвоночника, но безуспешно. Согласно Мелзаку, наступившие патологические изменения «были следствием отсутствия защиты суставов, обычно являющейся результатом болевых ощущений. Она не могла ни нормально справляться со своим весом, когда поворачивалась стоя или когда переворачивалась во сне, ни избегать определенных поз, чреватых воспалительными процессами в суставах» (Melzack, 1973, p. 16). Пациентка умерла в возрасте 29 лет от инфекционного поражения тазобедренного сустава. За несколько месяцев до смерти она наконец начала жаловаться на боль в области левого тазобедренного сустава. «Ее нечувствительность к боли была столь велика, что кожные и костные травмы, которых она практически не замечала, в конце концов свели ее в могилу» (Baxter & Olszewski, 1960, p. 392).

Непосредственное отношение к обсуждаемому нами вопросу имеет и представляющее определенный интерес нарушение нормального восприятия боли, называемое *болевой асимболией* (в дословном переводе — «индифферентность к боли») и проявляющееся в том, что человек, чувствующий боль, не способен понять смысл своего ощущения. Более того, такие люди значительно меньше страдают от боли и относятся к ней более спокойно. В отличие от описанной выше полной нечувствительности к боли, которая имеет генетическую основу, болевая асимболия — следствие черепно-мозговых травм (Berthier et al., 1988).

Разновидности болевых ощущений

Боль — уникальное ощущение. Она не такой отличительный признак, интерпретируемый нашей кожей и мозгом, какими являются, например, размер, форма, текстура или температура окружающих нас объектов. Боль представляет собой сильное и настораживающее ощущение, генерируемое телом в ответ на специфическую стимуляцию. Мы не только способны отличить боль от других ощущений, но и отличить одну разновидность боли от другой. Кратковременную боль булавочного укола или пореза, можно охарактеризовать как острую или резкую, она легко локализуется и вызывает немедленную реакцию. Подобные болевые ощущения сильно отличаются от тупой боли, которая возникает в глубине тела (в спине, в груди или в животе) и может сопровождаться потливостью, учащенным сердцебиением и обычно плохо локализуется (Bekesy, 1971).

В этом разделе основное внимание будет уделено коже как главной рецептивной поверхности боли. Понятно, однако, что болевые ощущения возникают не только в результате определенной стимуляции кожи. Боль может возникнуть в ответ на стимуляцию любого органа, как наружного, так внутреннего (достойное упоминания исключение составляет лишь сам мозг). Иногда, когда боль чувствуется во внутреннем органе, возникает впечатление, что ее источник — другая часть тела, как правило, участок кожного покрова над этим органом. Такая боль называется *приписываемой болью*. Например, кажется, что источник сильной боли в сердце, причиной которой является стенокардия, находится в грудной стенке и на внут-

ренней поверхности предплечья (Lenz, et al., 1994). Болевые ощущения, вызванные нарушением снабжения сердца кислородом, тоже локализуются неверно: в этих случаях обычно кажется, что болит левое плечо или что боль «стекает» вниз по левой руке.

При некоторых условиях возникает ощущение *двойной боли*. Это значит, что одна и та же стимуляция может вызвать как тупую, так и острую боль, и что эти две разновидности боли можно различить. Острая боль возникает быстро, и постепенно на нее «начинают накладываться» более стойкие, тупые болевые ощущения. Острые и тупые болевые ощущения независимо друг от друга передаются волокнами переднего и латерального спиноталамических проводящих путей соответственно. Разновидностями болевых ощущений является также колющая боль, возникающая в ответ на очень непродолжительную, поверхностную кожную стимуляцию, и жгучая боль — реакция на более продолжительное воздействие вызывающего боль стимула. Перечень разновидностей болевых ощущений можно продолжить и включить в него раздражение (зуд). Например, зуд, вызываемый в клинических условиях механическими предметами или химическими препаратами, относится к категории несильных болевых ощущений. Ниже приводится перечень разновидностей болевых ощущений, составленный Далленбахом:

> .. вызывающая дрожь, вызывающая зуд, вызывающая судороги, въедливая, грызущая, давящая, дергающая, жалящая, жгучая, иррадиирующая, колющая, неотчетливая, непереносимая, несильная, нестерпимая, ночная, ноющая, острая, постоянная, пронзительная, пронизывающая, пульсирующая, раздражающая, разрывающая на части, режущая, резкая, сверлящая, свирепая, сжимающая, сильная, сосущая, стойкая, стреляющая, тупая, тянущая, ужасная, умеренная, щиплющая (Dallenbach, 1939, p. 614).

Стимулы, вызывающие боль, и пороги болевой чувствительности

Очевидный биологический смысл болевого ощущения позволяет предположить, что оно является непосредственным результатом травмы, полученной организмом, и что его интенсивность прямо пропорциональна тяжести последней. Однако определить общие психофизические параметры боли трудно, и одна из причин этого заключается в том, что ее восприятие разными индивидуумами различно. В качестве причин, объясняющих эту особенность восприятия болевых ощущений, можно отметить зависимость интенсивности и характера последних от предшествующего опыта индивидуума, от того, насколько он понимает, что именно является причиной возникновения боли и каков ее характер, а также влияние социальных и культурных факторов. Вторая проблема, возникающая при попытке объективной оценки болевого ощущения, связана с тем, что разные стимулы способны вызывать одинаковые ощущения, а один и тот же стимул — в зависимости от ситуации и характера контактов стимулируемого человека с окружающими — может вызвать совершенно разные болевые ощущения. Кроме того, если боль вызвана травмой кожного покрова и мягких тканей, оценку болевого ощущения могут осложнить такие ее последствия, как воспалительный процесс и отек.

Пороги болевой чувствительности зависят не только от интенсивности стимуляции, вызывающей боль, но и от ее распределения. Результаты опытов на крысах

свидетельствуют о том, что стимуляция электрическим током (безусловно считающаяся болезненной) переносилась животными легче, когда ее интенсивность равномерно распределялась между двумя разными и отстоящими на значительном расстоянии друг от друга частями тела — шеей и хвостом, чем когда она «доставалась» одной части тела — шее или хвосту (Messing & Campbell, 1971). Сами авторы так сформулировали вывод, к которому пришли на основании своих исследований: «Крысы предпочитали стимуляцию двух частей тела количественно равной стимуляции одной части тела» (Messing & Campbell, 1971, p. 225). Кроме того, болевое ощущение нередко оказывается замаскированным или смазанным одновременным воздействием другого стимула, не болезненного, но вызывающего сильную кожную реакцию. Конкурирующая, не вызывающая боли стимуляция способна заместить и тем самым притупить болевое ощущение. Именно поэтому растирание кожи вокруг раны нередко уменьшает причиняемую ею боль. Аналогичным образом и почесывание того места, которое чешется, на время уменьшает несильные, но неприятные болевые ощущения, вызываемые зудом.

Возникновение второго болевого ощущения, *отвлекающего* от первого, тоже способно уменьшить боль. Так, если сильно сдавить палей, вынимая занозу, эта процедура покажется менее болезненной. Действие большинства мазей, используемых для борьбы с мышечной болью, основано именно на этом, на противопоставлении мышечной боли другого ощущения: вызывая разогрев кожи (как, например, *капсаицин*, «горячий» компонент красного перца), они притупляют боль. Знакомое выражение «укусить пулю» (*bite the bullet*), пришедшее к нам из легенд о ковбоях Дикого Запада, отражает вполне реальную ситуацию, когда, чтобы заглушить боль во время удаления из раны пули или стрелы, пациент сознательно вызывал другое, отвлекающее болевое ощущение, сжимая зубами пулю. По данным нейрохирурга Фрэнка Вертосика, Наполеон, отвлекая свое внимание от боли, которую причиняли ему камни в почках, обжигал руку пламенем свечи (Vertosick, 1997).

Пол и пороги болевой чувствительности. У женщин и у мужчин разная чувствительность к болевым ощущениям и разные пороги болевой чувствительности. Женщины с нормальным менструальным циклом во время овуляции более чувствительны к боли, нежели в другие дни (Goolkasian, 1980). В отличие от них у женщин, принимающих пероральные контрацептивные препараты, ингибирующие овуляцию, чувствительность к боли одинакова в течение всего цикла. Мужчины и женщины имеют разную чувствительность по отношению к некоторым определенным стимулам, вызывающим боль. Так, женщины более чувствительны к стимуляции кожи электрическим током (Jones & Gwynn, 1984). Пороговые значения кожной чувствительности к электрическому току у женщин значительно ниже, чем у мужчин (Rollmann & Harris, 1987).

Несмотря на то что мужчины и женщины, судя по всему, действительно поразному реагируют на стимуляцию кожи электрическим током, на термическую стимуляцию они реагируют практически одинаково (Lautenbacher & Strian, 1991). В настоящее время вообще нет достаточно веских оснований утверждать, что пороги болевой чувствительности мужчин и женщин существенно различаются.

Роль субъективных факторов в восприятии боли

Боль — это сложное субъективное чувство, включающее в себя нечто гораздо большее, нежели простая сенсорная реакция на опасный для организма стимул. Такие психологические факторы, как настроение и ожидания, внимание и внушение, мотивация, эмоциональное состояние и когнитивные процессы, а также понимание источника боли и приписываемое ей значение, способны заметно влиять как на интенсивность болевого ощущения, так и на его характер (Turk & Rudy, 1992). Существование определенного порога болевой чувствительности, величина которого зависит исключительно от интенсивности стимуляции и прямо пропорциональна ей, возможно наблюдать только в лабораторных условиях. В реальной же жизни болевое ощущение зависит не только от сенсорных, но и от психологических и оценочных факторов, способных радикально изменить его. Как уже отмечалось выше, один и то же стимул может быть значительно более болезненным в одной ситуации, чем в другой. Следовательно, человек, травмированный в состоянии чрезвычайного эмоционального напряжения, например в бою или во время спортивного соревнования, может испытывать менее сильную боль, чем человек, получивший травму в более спокойной обстановке. Более того, аналогичные ранения по-разному переносятся разными людьми.

Периодически в литературе появляются свидетельства в пользу того, что пороги болевой чувствительности и способность терпеть боль зависят также от социокультурных и этнических факторов (Hardy et al., 1952; Morse & Morse, 1988; Sternbach & Tursy, 1965). Так, в работе описаны некоторые традиционные ритуалы и обряды посвящения, практикуемые в Индии и среди североамериканских индейцев и включающие в качестве элемента религиозной церемонии подвешивание и раскачивание посвящаемого на вертелах и крюках, воткнутых в его спину и в грудь (Melzack, 1973). Те, над кем совершается подобный обряд, демонстрируют скорее не боль, а возбуждение, доходящее до экстаза. То, что способность терпеть и переносить боль может быть связана с культурными традициями, подтверждается также и клиническими наблюдениями некоторых хирургов. Г. Кейм, хирург-ортопед, сообщает о том, что его пациенты, канадские индейцы, на следующий день после операции на позвоночнике (фиксации позвоночника костным трансплантатом, взятым из ребра), ходили так, словно не испытывали никакой боли (H. Keim, 1981). Представители других культур или этнических групп редко вели себя столь стоически.

Эффект плацебо является более знакомой иллюстрацией роли, которую могут играть в восприятии боли некоторые психологические факторы (такие, например, как ожидания и внушение). *Плацебо* (в буквальном переводе с латыни — «я понравлюсь») представляет собой «лекарственную форму», содержащую нейтральные вещества. Распространенными примерами используемых в медицинской практике плацебо являются инъекции физиологического раствора и так называемые «сахарные» пилюли. Если пациенты соответствующим образом настроены на то, что боль должна уменьшится, примерно 30 % из них после приема плацебо говорят, что испытывают облегчение, хотя никто из них не получал никакого болеутоляющего лекарства (Brown, 1997).

Все изложенное выше позволяет сделать вывод о том, что психологические факторы способны оказать сильное влияние на восприятие боли и что благодаря этому влиянию разные люди и переносят боль по-разному, и по-разному характеризуют свои болевые ощущения. Более того, боль может включать в себя большой набор всевозможных неприятных ощущений, вызванных разными потенциально опасными событиями сугубо личного характера. Боль не единое (цельное) ощущение, вызванное одиночным или специфическим стимулами, информация о которых обрабатывается в одной определенной зоне коры головного мозга (Kumazawa, 1998). Это утверждение отчасти подтверждается кортикальной активностью, вызванной опасной термической стимуляцией (погружением рук в воду, температура которой равна 47,5 °С). Использование ПЭТ позволило установить, что нейронная активность, вызванная болезненной стимуляцией, мультикортикальна и что помимо соматосенсорной коры в ней также участвуют и некоторые области фронтальных долей лимбической системы (Rainville et al., 1997).

Завершая обсуждение этого вопроса, следует подчеркнуть, что хотя боль и самое субъективное из всех известных ощущений, одно ее качество бесспорно: она неприятна! Хотя все стандартные определения, которыми обычно сопровождается слово «боль», и несовершенны, большинство людей хотя бы отчасти могут согласиться с тем, что боль именно такова, как описал ее в XVIII в. один шарлатан, пытавшийся торговать вразнос чудодейственным болеутоляющим средством: «Боль, друзья мои, есть исчадие ада, порождение дьявола, его проклятье и его ласка. Его злобное объятие! Кто из вас не слышал, как кричит агонизирующий и проклинающий Бога человек?! Или как роженица перемежает крики и вопли с проклятиями в адрес своего еще не родившегося младенца?! Боль превращает любящую мать в чудовище! Боль отвращает от младенца тех, кому положено молиться за него, а набожного человека — от его веры! Боль — это сущий ад на земле! Она заживо сжигает нас!» (Miller, 1997, p. 97).

Адаптация к боли

Большинство людей, которым известна стойкая, сильная зубная, невралгическая или головная боль, либо боль, которую вызывает ожог, наверное, согласятся с тем, что к ней невозможно привыкнуть. Более того, если смотреть на боль с эволюционной точки зрения, то можно предположить, что адаптации к ней и не должно быть, ибо в противном случае ценность боли как средства выживания биологических видов была бы значительно меньше.

Однако это вовсе не значит, что адаптация к боли вообще не наступает. Основное и принципиально важное биологическое значение боли, особенно болевой чувствительности кожи, заключается в том, что, будучи ответной реакцией на опасную для жизни стимуляцию, она возникает *мгновенно*. Будучи также и весьма упорным, и достаточно примитивным ощущением, боль сразу же привлекает к себе внимание и вызывает немедленную реакцию. А это значит, что как только боль заявила о себе и получена реакция на нее (наиболее распространенная мгновенная реакция на боль — ретироваться подальше от ее источника), затягивание болевого ощущения на более продолжительный срок лишено какого бы то ни было биологического смысла. Более того, боль, к которой долго не наступает адаптация, вредна.

Адаптация к боли после того, как она заявила о себе, необходима, поскольку длительное внимание к ней может отвлечь от действий, нужных для выживания, или помешать их осуществлению; в первую очередь речь идет о таких действиях, которые направлены на устранение источника болевого ощущения или на то, чтобы избежать столкновения с ним (а значит, и возможной травмы). Короче говоря, когда организму нужно предпринять действия, критически важные с точки зрения его выживания, боль должна утихнуть.

В тех случаях, когда адаптация к болевым ощущениям, источником которых является кожа, не наступает, всегда остаются сомнения по поводу того, постоянны ли условия стимуляции, так как это непременное требование наступления адаптации. Чаще всего адаптации не наступает именно по причине непостоянства стимуляции. Так, причиной *кажущегося* отсутствия адаптация к боли в результате стимуляции кожи может быть либо стимуляция соседних, но разных участков кожи, либо изменение интенсивности стимула, вызывающего боль. Однако в определенных пределах адаптация к некоторым проявлениям болевой чувствительности кожи все-таки наступает. Способность кожи адаптироваться к болевым ощущениям при некоторых температурах зависит от условий стимуляции. Например, пятиминутного пребывания руки в воде при температуре 0 °С, достаточно для того, чтобы наступила полная адаптация к боли. Кожа способна адаптироваться и к повышенным температурам (вплоть до 45 °С, или 113 °F), однако адаптации к более высоким температурам, чреватым ожогами, судя по всему, не наступает (Hardy, Stolwijk & Hoffman, 1968; Kenshalo, 1971). Как правило, скорость адаптации к боли зависит от площади стимулируемого участка кожи: чем он меньше, тем быстрее наступает адаптация к боли, вызываемой как стимуляцией холодом, так и стимуляцией теплом.

Когда боль наступает под воздействием какого-либо механического стимула, например укола иглы, адаптация к боли является результатом *отсутствия* эффективной стимуляции. Например, адаптация к боли, вызванной введением в кожу иглы, наступает быстро, но стоит начать вытаскивать ее, как боль возникает вновь. Источником вызывающей боль стимуляции является движение иглы, когда игла просто воткнута и неподвижна, она не стимулирует кожные рецепторы, а потому и не вызывает никаких болевых ощущений. На основании всего вышеизложенного можно сделать следующий вывод: адаптация к боли, как и к любому другому ощущению, возможна, однако в весьма ограниченных пределах.

В следующем подразделе мы расскажем о рецепторах, обеспечивающих болевую чувствительность кожи, а затем о том, как получаемая ими информация поступает в мозг. Заключительный раздел этой главы посвящен некоторым физиологическим и химическим механизмам ускорения или замедления трансмиссии болевых ощущений.

Ноцицептор (болевой рецептор)

Боль — это уникальное ощущение, которое возникает в результате стимуляции специального рецептора — **ноцицептора** (от латинского слова *nocere*, что значит «повредить»); возбуждение такого рецептора под воздействием самых разных стимулов причиняет организму вред и приводит к неприятным ощущениям. Извест-

но, что на кожном покрове есть точки, стимуляция которых не вызывает никаких других ощущений, кроме боли. Эти болевые точки более многочисленны, чем точки, чувствительные к давлению или термической стимуляции, и более распылены, чем они. Кроме того, пороговые значения тактильной и болевой чувствительности различны (Gibbson, 1968). Дополнительное подтверждение существования специализированных болевых рецепторов получены из экспериментов, при проведении которых кожа лишалась болевой чувствительности с помощью морфина. Делая кожу нечувствительной к боли, морфин практически никак не влияет на ее чувствительность к стимуляции иного рода. В описанном выше драматичном примере врожденной нечувствительности к боли женщина, совершенно лишенная болевой чувствительности, нормально реагировала на прикосновение и давление и различала тепловые и холодовые стимулы (Baxter & Olszewski, 1960).

Идентификация специализированных рецепторов боли явилась определенной проблемой для тех, кто не сомневался в их существовании. Исходя отчасти из того, что *свободные нервные окончания* распределены не только по всему кожному покрову, но присутствуют и во внутренних органах — в мышцах, в связках, в суставах и в соединительной ткани, именно их принято считать ноцицепторами. Кроме того, воздействие на организм ноцицепторного стимула сопровождается выделением особого пептида (органического вещества, молекула которого образована цепочкой молекул аминокислот), называемого *веществом P*, идентифицированного как ноцицепторный нейротрансмиттер, который отвечает за хронические, трудно поддающиеся излечению боли (Mantyh et al., 1997; Liu et al., 1997).

Теория спинальных блокаторов боли[1]

Представление о существовании специализированных рецепторов болевой чувствительности (свободных нервных окончаний) хорошо согласуется со многими явлениями, связанными с восприятием боли, однако на его основе нельзя объяснить все случаи влияния психологических факторов на характер и интенсивность болевого ощущения. Если бы за восприятие боли были «ответственны» исключительно одни лишь свободные нервные окончания, их стимуляция болезненными стимулами всегда вызывала бы болевое ощущение, интенсивность которого тесно коррелировала бы с интенсивностью стимуляции. Однако, как уже отмечалось выше (возможно, читатели могли убедиться в этом и на собственном опыте), интенсивность болевого ощущения зависит от таких психологических факторов, как эмоциональное состояние, ожидания, внимание, настроение, и даже от чисто человеческого контекста той ситуации, в которой воздействует болезненный стимул. Короче говоря, в восприятие болевого ощущения вовлечены как сенсорные ноцицепторы, так и когнитивно-психологические факторы.

Одной из попыток объединить многочисленные психологические факторы, влияющие на восприятие боли, с последствиями стимуляции ноцицепторов является **теория спинальных блокаторов боли** (Melzack & Wall, 1965). Согласно этой

---

[1] *Spinal gate control theory* (*англ.*). В отечественной литературе используется также название «теория входных ворот». — *Примеч. науч. ред.*

теории, в костном мозге существует специальная нейрологическая контрольная система, которая модулирует, или «дозирует», количество болезненной нейронной активности, передаваемой от периферических рецепторов и нервных волокон кожи в головной мозг через костный мозг. (Схематически и весьма упрощенно принцип работы *спинномозгового воротного механизма*, или спинального воротного механизма (*spinal gate*), представлен на рис. 16.22.) Полагают, что контрольная система, включающая спинальный клапан, получает нейронную информацию из трех источников: 1) от волокон большого диаметра, связанных с кожными рецепторами, 2) от волокон небольшого диаметра, также связанных с кожными рецепторами, и 3) от *центрального контрольного механизма*, передающего нейронную активность из головного мозга.

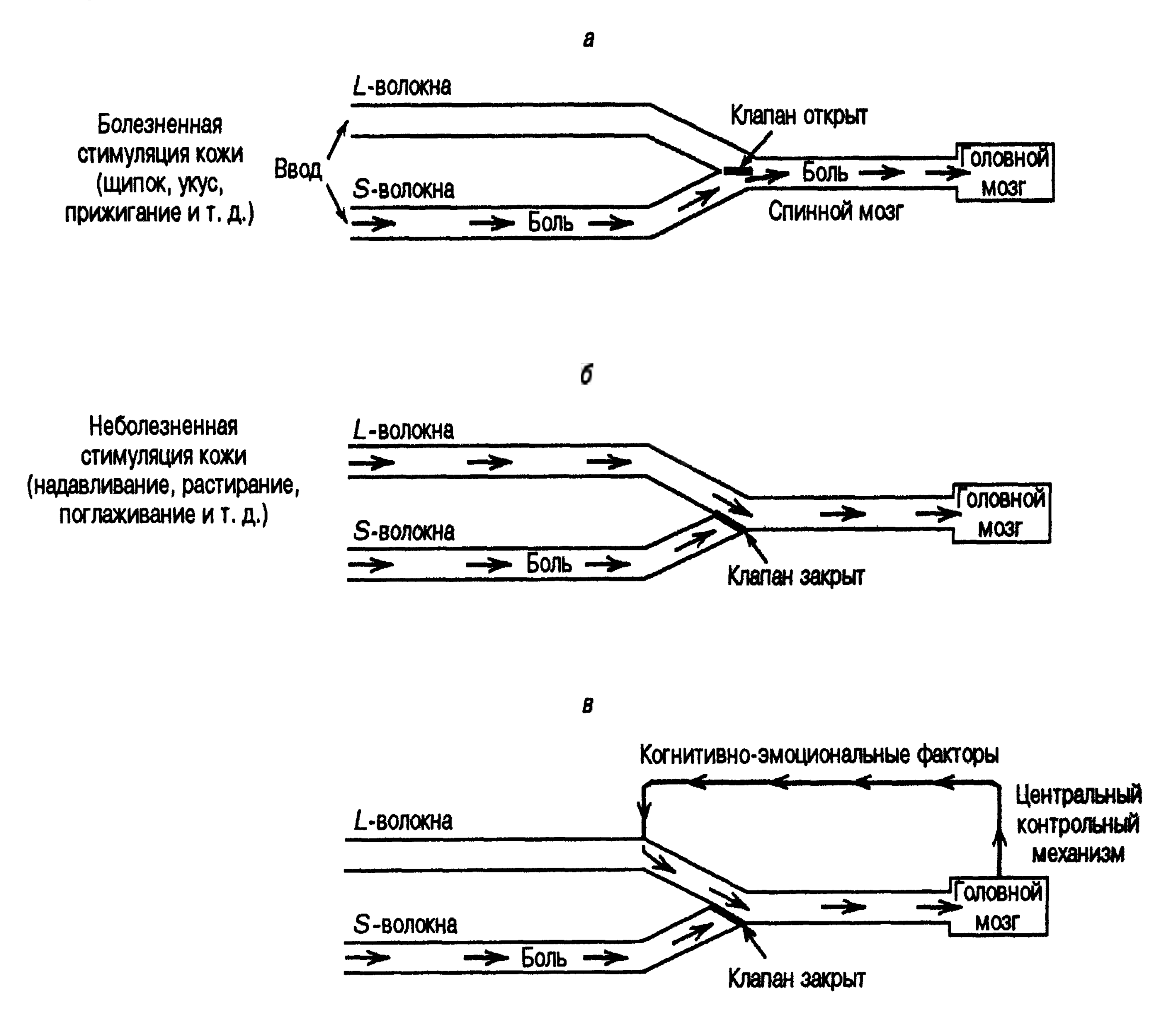


Рис. 16.22. Схематическое изображение функционирования спинальной контрольной системы

а – болезненная стимуляция возбуждает *S*-волокна; при этом открывается спинальный клапан и болевые сигналы через спинной мозг поступают в головной мозг. *б* – болезненная стимуляция возбуждает *S*-волокна. Имеет место и некая другая, неболезненная, стимуляция кожи, превосходящая по интенсивности стимуляцию *S*-волокон и возбуждающая *L*-волокна. При этом спинальный клапан перекрывается и уменьшается болезненное ощущение. *в* – болезненная стимуляция возбуждает *S*-волокна. Однако центральный контрольный механизм мозга активируется такими когнитивно-эмоциональными факторами, как стресс и возбуждение. Возникающие при этом нейронные сигналы перекрывают спинальный клапан и уменьшают боль

Волокна, имеющие большой диаметр (*L-волокна*), представляют собой *быстро проводящие* волокна и проводят резкую боль, адаптация к которой наступает быстро, а также другую сенсорную информацию (например, низкочастотную вибрацию, поглаживание, несильное растирание). Волокна, имеющие небольшой диаметр (*S-волокна*), являются *медленно проводящими* волокнами и проводят тупую, монотонную или жгучую боль. (Выше мы уже говорили о том, что имеющие большой диаметр быстропроводящие волокна являются частью *переднего* спиноталамического пути, а медленно проводящие волокна с небольшим диаметром — частью *латерального* спиноталамического пути.) Мы начнем с рассмотрения роли *L*- и *S*-волокон в передаче болевых ощущений.

L- и *S*-волокна по-разному влияют на спинальный клапан, а следовательно, и на трансмиссию боли. Хотя волокна обоих типов и проводят определенные болевые ощущения, стимулирование быстропроводящих *L*-волокон также и *закрывает* спинальный клапан, *уменьшая* тем самым трансмиссию боли. Стимуляция же *S*-волокон, напротив, поддерживает клапан в относительно *открытом* положении и *увеличивает* трансмиссию боли. Это значит, что болевое ощущение может быть ослаблено либо за счет снижения активности *S*-волокон, либо за счет увеличения активности *L*-волокон. Следовательно, при интенсивной болезненной стимуляции, которая обычно сопровождает травму, потенциалы действия, возникающие в *S*-волокнах, открывают клапан и возникает болевое ощущение. Но если участок кожи, прилегающий к травмированному участку, подвергнуть несильной стимуляции (погладить или осторожно потереть), активизируются быстропроводящие *L*-волокна, сигнал от которых быстрее достигнет мозга, нежели сигнал от медленно проводящих *S*-волокон. При этом произойдет частичное перекрывание клапана и боль уменьшится. Точно так же и интенсивность болевого ощущения определяется именно конкурентной активностью быстрых *L*-волокон и медленных *S*-волокон в спинном мозге. Короче говоря, согласно теории спинального контрольного клапана, боль — это результат увеличения активности *S*-волокон и /или уменьшения активности *L*-волокон.

Выше мы уже говорили о том, что нейронный сигнал, ингибирующий спинальный контрольный механизм и оказывающий когнитивно-эмоциональное влияние на восприятие боли, поступает также и от кортикального *центрального контрольного механизма*. Этот центральный контрольный механизм представляет собой нейронный механизм, посредством которого такие психологические факторы, как возбуждение, или эмоции, внимание, настроение и человеческие контакты, влияют на сенсорную информацию, проходящую через спинальный контрольный клапан. Центральный контрольный механизм ингибирует болевое ощущение, посылая (через нейронные проводящие пути) такие нейронные сигналы от головного мозга, которые стимулируют быстрые *L*-волокна и перекрывают спинальный клапан. Именно этим объясняется способность ярко выраженной ментальной активности, проявляющейся в виде эмоций, стресса или сильного возбуждения, блокировать или уменьшать болевое ощущение даже в тех случаях, когда физическая травма достаточно серьезна. Подобное ингибирование реакции на боль в стрессовой ситуации называется *обезболиванием вследствие стресса*.

Теория спинального контрольного клапана признана отнюдь не всеми учеными, поскольку недостаточно прямых физиологических подтверждений ее состоятель-

ности и поскольку некоторые ее детали вызывают сомнение (Besson & Chaouch, 1987). Но она предлагает приемлемую нейронную схему, позволяющую объяснить результаты многих наблюдений над болью, и не противоречит основополагающей идее, суть которой заключается в том, что болевое ощущение наряду с биологической имеет и ярко выраженную перцептивно-психологическую основу. Более того, известно немало примеров успешного клинического использования способов борьбы с болью, разработанных на ее основе.

В частности, представление о том, что стимуляция *L*-волокон перекрывает спинальный клапан и снижает интенсивность болевого ощущения, было с успехом использовано в борьбе с хронической болью. Теория спинального контрольного клапана помогла объяснить феномен, описанный в свое время Ливингстоном (Livingston, 1948) и заключающийся в том, что пациентам, страдающим *каузальгией* (каузальгия — сильная, жгучая боль, вызванная поражением периферических нервов), помогает погружение в слегка двигающуюся воду с последующим легким массажем: и водная процедура, и массаж стимулируют *L*-волокна. Позднее Уолл и Свит (Wall & Sweet, 1967) использовали слабые электрические разряды, вызывающие ощущение легкого покалывания, для лечения больных, страдающих вследствие травмы нервной системы хроническими кожными болями (невропатическими болями). Полагают, что электрические разряды стимулируют преимущественно *L*-волокна и перекрывают спинальный клапан. После 2-минутной процедуры 4 из 8 пациентов, страдающих хроническими заболеваниями периферической нервной системы, почувствовали значительное облегчение. Некоторым людям с хроническими болями помогает прибор, действие которого основано на стимуляции электрическим током низкого напряжения, — «чрескожный электростимулятор нервов» (ЧЭН). Хотя сам по себе ЧЭН вызывает лишь ощущение легкого покалывания, некоторым больным он приносит заметное облегчение как во время самой процедуры, так и после нее. Полагают, что лечебное действие ЧЭН также основано на стимуляции *L*-волокон.

Теория спинальных блокаторов боли также объясняет и возникновение *фантомных болей* — сильных и вполне реальных болевых ощущений в ампутированных конечностях. Хотя в большинстве случаев фантомные боли со временем сначала ослабевают, а потом и вовсе пропадают, у некоторых ампутантов они не только не пропадают, но даже усиливаются (Katz & Melzack, 1990; Melzack, 1992). Возникновение этих болевых ощущений трудно объяснимо, поскольку вместе с конечностью удаляются и периферические рецепторы боли. Однако, по данным Мелзака, после ампутации умирает только около половины нервных волокон, остающихся в культе. Остальные нервные волокна, как правило — это *S*-волокна, регенерируются и прорастают в ткань культи (Melzack, 1970). А это значит, что в ней нет полного набора необходимых нервных волокон. Согласно теории спинальных блокаторов боли, недостаток *L*-волокон приводит к ослаблению ингибиционного эффекта в сенсорном пути от спинного мозга к головному. При недостатке *L*-волокон спинальный клапан, существование которого является основой соответствующей теории, всегда открыт, что и приводит к хроническим фантомным болям. Известны и другие объяснения этого феномена (Ramachandran, 1993; Ramachandran & Blakeslee, 1998).

Акупунктура

Поразительное и нередко сильное обезболивающее действие оказывает **акупунктура** (от латинских слов *acus* — игла и *pungere* — жалить) — один из традиционных методов лечения и контроля болевых ощущений, созданных восточной медициной. Мы не собираемся обсуждать достоинства акупунктуры как метода лечения, сейчас она интересует нас прежде всего как средство борьбы с болью. Акупунктура основана на том, что в разные участки тела вращательными движениями вводятся иголки, к которым подведен слабый электрический ток; нередко иголки бывают нагреты. Выбор конкретного участка кожного покрова зависит от характера боли. Хотя европейская медицина и не спешит с признанием акупунктуры в качестве валидного метода лечения, бóльшая часть информации о ней, известной к настоящему времени, свидетельствует о ее эффективности (Gwei-Djen & Needham, 1979; Chen et al., 1994; Berman et al., 1999; Loitman, 2000).

Вопрос о том, на чем именно основано болеутоляющее действие акупунктуры, остается открытым. Однако поскольку складывается такое впечатление, что решающее значение для болеутоляющего эффекта акупунктуры имеет природа сенсорного сигнала, есть все основания предположить его связь с теорией спинальных блокаторов боли. Не исключено, что электрический ток, вращательное движение и нагревание иголок вызывают поток неболевых ощущений, стимулирующих *L*-волокна сенсорных нервов, которые перекрывают клапан в спинном мозге, а иголки, избирательно и непрерывно стимулируя *L*-волокна, блокируют болевые импульсы, передающиеся по *S*-волокнам. Разумеется, эти предположения не объясняют все случаи действия акупунктуры как болеутоляющего и снижающего болевую чувствительность средства, в том числе и то, почему при введении иголки в руку возможно безболезненное удаление зуба, а введение иголок в ушную раковину анестезирует живот.

Эндорфины и энкефалины

Акупунктура может также вызывать нейронную секрецию эндогенных (выделяемых внутренними органами) подавляющих боль нейротрансмиттеров — химических соединений, вырабатываемых мозгом и гипофизом (Chen et al., 1994; Murray, 1995; Pomeranz, 1996). По своему строению эти соединения относятся к классу опийных оснований, или опиатов (опийными основаниями, или опиатами, называются алкалоиды, содержащиеся в опии — млечном соке семенных коробочек различных сортов мака, являющемся сильнодействующим анальгетиком), и способны оказывать анестезирующее и наркотическое действие Выделенные и идентифицированные эндогенные химические соединения, называемые **энкефалинами** (от греческого слова *kephale*, что значит «голова») и **эндорфинами** (сокращенное название эндогенных морфинов, что дословно означает «внутренние морфины»), играют роль нейротрансмиттеров болевых ощущений и регуляторов некоторых процессов, происходящих в организме (Marx, 1979, Wasacz, 1981) Хотя для обозначения опиатов обоих типов используется общий термин *эндорфин*, это разные соединения: эндорфины в больших концентрациях присутствуют в гипофизе, а энкефалины — неравномерно распределены преимущественно между головным и спинным мозгом и кишечником (Akil et al., 1978; Lewis et al , 1981).

Эндорфины проявляют склонность к взаимодействию с определенными активными центрами, или опиатными рецепторами, в большинстве случаев точно такими же, как и те активные центры, сродством к которым обладают и экзогенные опиаты (например, морфин и героин) (Pasternak et al., 1980). Есть все основания предположить, что эти специфические активные центры, или рецепторы, образовались в ходе эволюции человека не только для того, чтобы с ними могли реагировать такие чуждые организму вещества, как опиаты растительного происхождения. Скорее всего, они образовались для взаимодействия с веществами, образующимися внутри организма, т. е. с эндорфинами (Wasacz, 1981).

Одним из эндогенных опиатов является *b*-эндорфин, обнаруживаемый в мозге во время чрезмерных физических нагрузок (Pierce et al., 1993). *b*-эндорфин имеет еще большее сродство к опиатному рецептору и более ярко выраженные болеутоляющие свойства, чем морфин (Kelly, 1984). Как и другие экзогенные опиаты, *b*-эндорфин при постоянном приеме вызывает привыкание (габитуацию) и толерантность (т. е. имеет место прогрессирующее ослабление его обезболивающего действия), а резкое прекращение его приема вызывает те же неприятные последствия, что и пагубная привычка к морфию.

Эндорфины и налоксон. Роль эндорфинов как болеутоляющих веществ была доказана на основании их взаимодействия с веществом, которое называется **налоксоном** (торговая марка — «Нарсан») и легко вступает в реакцию с опиатами. Поскольку налоксон — активный ингибитор опиатов, его нередко используют при лечении наркоманов после передозировки таких производных опия, как морфин и героин. Налоксон снижает, или подавляет, анальгетическую активность опиатов тем, что связывает рецепторы боли и делает их вследствие этого недоступными для опиатов.

Точно так же как и в случае опиатов, налоксон снижает и болеутоляющую активность эндорфинов. Например, у крыс, регулярно подвергаемых принудительному электрошоку, повышается секреция эндорфинов, и в дальнейшем они становятся менее чувствительными к боли (порог их болевой чувствительности возрастает), чем крысы, не подвергавшиеся воздействию электрошока (Lewis, Cannon & Liebeskind, 1980). Однако инъекции налоксона возвращают болевую чувствительность на прежний уровень, а это значит, что уменьшение болевой чувствительности, вызванное многократно повторявшимся принудительным и неизбежным электрошоком, действительно связано с секрецией эндорфинов. Следовательно, в ситуациях, при которых снижение болевой чувствительности связано с выделением эндорфинов, введение налоксона возвращает значение порога болевой чувствительности на прежний, «доэндорфиновый» уровень (Fanselow, 1979; Maier, Drugan & Grau, 1982).

Налоксон аналогичным образом действует и на болеутоляющий эффект акупунктуры, однако болеутоляющий эффект гипноза ему «не подвластен», что позволяет предположить, что из этих способов борьбы с болью только акупунктура вызывает секрецию эндорфинов (Goldstein & Hilgard, 1975; Tang et al., 1997). Анальгетический, или болеутоляющий, эффект эндорфинов не противоречит представлениям, лежащим в основе теории спинального контрольного клапана: спинной мозг исключительно богат как опиатными рецепторами (Yaksh, 1978), так и содер-

жащими эндорфин нейронами (Neale et al., 1978; Snyder, 1977). Следовательно, эндорфины, выделяемые головным и спинным мозгом, могут селективно стимулировать *L*-волокна, которые затем перекрывают предполагаемый клапан и подавляют трансмиссию боли.

Эндорфины и стресс. Поскольку некоторые тяжелые формы стресса могут способствовать активации описанной выше эндогенной системы обезболивания — *обезболиванию вследствие стресса,* — можно предположить, что биологическое значение эндорфинов в управлении болью и контроле над ней весьма велико (Millan, 1986; Terman et al., 1984). Мы уже неоднократно отмечали биологическую роль боли как сигнала опасности, требующего немедленного внимания и мобилизующего организм на действия, необходимые для выживания. Следовательно, система, подавляющая боль, должна использоваться только в исключительных случаях, когда нормальная реакция на нее могла бы быть опасной. В таких исключительных случаях подавление или уменьшение болевой чувствительности полезно для выживания организма (Millan, 1986; Taddese et al., 1995; Wiler et al., 1981).

Подобное предположение подтверждается лабораторными опытами над животными, сталкивающимися со стрессовыми ситуациями. Например, повышенная активность эндорфинной системы наблюдалась у беременных крыс непосредственно перед родами (Gıntzler, 1980) и у беременных крыс, лишенных перед родами пищи (Gambert et al., 1980; Mandenoff et al., 1982; McGivern & Berntson, 1980). Известно также, что боль, вызванная продолжавшимися с перерывами в течение получаса ударами по лапам, избежать которых крысам никак не удавалось, вызывала значительную секрецию эндорфинов и соответствующий ей эффект обезболивания (Lewis, Cannon & Liebeskind, 1980). Есть информация и о том, что после повторявшегося несколько раз физического воздействия эндорфинная система «потерпевших поражение» мышей начинала функционировать и проявлялись ее анальгетические свойства (Miczek, Tompson & Shuster, 1982). Обезболивающие эффекты сочетались со «смиренным» поведением и позами, типичными для мышей, «признавших свое поражение»: вертикальное положение, безвольно опущенные передние лапы, приподнятая голова и прижатые уши. Следует, однако, отметить, что хотя сильный стресс, судя по всему, и «запускает» эндорфиновый механизм подавления боли, как именно это происходит, мы пока не знаем.

Мы не понимаем всех физиологических и психологических механизмов, лежащих в основе болевой чувствительности. Ясно, что причиной боли может быть огромное число физических контактов, и в первую очередь — механических контактов, стимулирующих кожные ноцицепторы. Но восприятие боли следует изучать и на биохимическом уровне. И хотя биохимия болевого ощущения — специальный вопрос, далеко выходящий за рамки данной главы, полное понимание механизмов возникновения болевых ощущений без этих знаний невозможно.

Из разрушенных клеток травмированной ткани выделяются различные химические соединения — источники интенсивной болевой стимуляции: *гистамин, брадикинин* (*каллидин*), *вещество Р* и *простагландин,* активирующие ноцицепторы и снижающие порог болевой чувствительности. Более того, сложные реакции, протекающие между некоторыми из этих веществ, сенсибилизируют ноцицепторы, усиливая тем самым болевое ощущение. Так, выделяющийся из разрушенных кле-

ток брадикинин катализирует синтез и выделение простагландина, который, в свою очередь, увеличивает чувствительность свободных нервных окончаний ноцицепторов к гистамину. Болеутоляющее действие таких общеизвестных анальгетиков, как аспирин, отчасти основано на том, что они препятствуют синтезу простагландина.

Выводы

Эта глава посвящена чувствительности кожи к прикосновению (давлению), температуре и боли. Источниками кожных ощущений являются механическая и термическая стимуляция, причем чувствительность к ней разных участков кожного покрова различна.

Основными рецепторами кожной стимуляции являются наряду со свободными нервными окончаниями корзинчатые клетки, капсулированные концевые органы и тельца Пачини. Однако прямая связь между типом рецептора и характером ощущения отсутствует. Мы пришли к выводу о том, что какое-то определенное ощущение может быть результатом стимуляции разных рецепторов и что рецепторы разных типов в той или иной степени чувствительны к воздействию различных стимулов.

Информация о стимуляции кожных рецепторов обрабатывается в соматосенсорной коре головного мозга, в которой различные участки кожного покрова представлены топографически: наиболее чувствительные к стимуляции участки кожи — пальцы рук и некоторые части лица, для которых характерна большая плотность рецепторов, представлены в соматосенсорной коре бóльшими по площади зонами. Функциональная связь между топографической репрезентацией в мозге и участком кожного покрова была проиллюстрирована с помощью сенсорного гомункулуса.

Затем мы описали проводящие пути кожной чувствительности — латеральный и передний спиноталамические пути (или системы). Нервные волокна переднего спиноталамического пути имеют больший диаметр, быстро проводят нервный импульс и передают точную позиционную информацию о прикосновении, движении и острой боли. Нервные волокна латерального спиноталамического пути имеют небольшой диаметр, медленно проводят нервный импульс и передают информацию о нелокализованных прикосновении, температуре и боли. Мы также отметили, что рецептивные поля нейронов соматосенсорной коры отражают особенности нейронной реакции кожных рецепторов на стимуляцию. Рецептивные поля нейронов переднего спиноталамического проводящего пути более многочисленны, меньше по площади и расположены более плотно, чем рецептивные поля латерального спиноталамического пути. Именно поэтому нейроны переднего спиноталамического пути способны к более точному определению точки приложения тактильной стимуляции.

Нервные волокна, проводящие кожную стимуляцию, отличаются и своей реакцией на давление: одни из них, называемые медленно адаптирующимися (МА) волокнами, избирательно реагируют на стимуляцию поверхности кожи статичным давлением, другие, называемые быстроадаптирующимися (БА) волокнами, — только на начало и окончание стимуляции давлением.

Следующий раздел главы посвящен тактильной стимуляции — прикосновению или давлению. Описывая такой стимул, как прикосновение, мы подчеркнули разницу между активным и пассивным прикосновением. Мы также отметили, что источником тактильной стимуляции является некоторое вдавливание кожи, т. е. изменение формы ее определенного участка, и что стабильное или очень медленно и постепенно изменяющееся давление в качестве тактильного стимула неэффективно. Мы также рассказали о механорецепторах тактильной стимуляции, более подробно остановившись на самом большом из них — на тельце Пачини.

Что касается порогов тактильной чувствительности, то мы описали абсолютный порог, порог точечной локализации и пространственный порог тактильной чувствительности. Наиболее чувствительны к тактильной стимуляции части тела — пальцы рук и некоторые участки лица. Чем подвижнее стимулируемый участок кожи (в первую очередь это кисти и некоторые участки лица), тем точнее определяется точка приложения тактильной стимуляции и тем ниже порог точечной локализации. То же самое можно сказать и о пространственном пороге тактильной чувствительности — наименьшем расстоянии между точками кожного покрова, одновременная тактильная стимуляция которых вызывает два отличных друг от друга ощущения.

В связи с порогами тактильной чувствительности мы рассказали об иллюзии Аристотеля, которая заключается в том, что два разных ощущения возникают тогда, когда один стимул одновременно воздействует на участки двух пальцев, в обычных условиях не стимулируемых вместе (например, если пальцы скрещены и внутренняя поверхность буквы V, образованной кончиками пальцев, стимулируется одним каким-либо объектом). Завершая этот раздел, мы рассказали об адаптации к прикосновению и о влияющих на нее факторах.

Следующий раздел посвящен трем системам, основанным на тактильной стимуляции и предназначенным для получения комплексной информации об окружающем мире: системе Брайля («чтение» с помощью пальцев), способу восприятия речи слепоглухими людьми (методу Тадомы) и системе тактильно-визуального замещения. Система замещения визуальной стимуляции — тактильной основана на трансформации зрительного образа в сложный паттерн тактильных ощущений, воспринимаемых кожей спины. С ее помощью слепые люди могут воспринимать информацию, содержащуюся в визуальном стимуле.

Кинестезия (мышечное чувство) — это восприятие информации о позе, местоположении и движении в пространстве конечностей и других подвижных частей тела. Рецепторы кинестезии находятся в суставах, мышцах и связках. Благодаря сочетанию кожной и кинестетической стимуляции мы, дотрагиваясь до подошв своих ног, не чувствуем щекотки; когда же к ним прикасается кто-то другой, имеет место только кожная стимуляция и мы чувствуем ее результат — щекотку. Кратко рассказано о том, какую роль в этом феномене играет тактильная обратная связь.

Обсуждение вопроса о тактильных ощущениях завершается рассказом о гаптической системе, основанной как на кинестетической, так и на тактильной стимуляции. Благодаря осязанию мы, ощупывая объекты, воспринимаем такие их физические свойства, как форму, вес, консистенцию и габариты. Мы также рассказали

о способе повышения чувствительности пальцев к шероховатости поверхностей разных объектов и о тактильной стереогнозии — способности воспринимать трехмерные объекты при ощупывании и пальпации.

Затем мы перешли к рассмотрению температурной чувствительности кожи. Интенсивность температурного ощущения зависит от соотношения температур кожи и окружающей среды. Мы кратко рассказали о рецепторах термических ощущений и о термочувствительных точках. Установление факта их неравномерного распределения на кожном покрове привело нас к обсуждению феномена теплопроводности — скорости, с которой поверхность кожи отдает или поглощает тепло. При постоянстве температуры окружающей среды и холодовая, и тепловая чувствительность в известной мере снижаются и в конце концов полностью исчезают, т. е. наступает адаптация к термостимуляции. Температурный интервал стимуляции, способной вызвать адаптацию, называется физиологическим нулем. Раздел, посвященный чувствительности кожи к температуре, завершается обсуждением парадоксальных и комплексных термических ощущений.

Заключительный раздел данной главы посвящен восприятию боли. Мы подчеркнули информативную роль болевых ощущений и их значение для выживания биологических видов. Мы рассмотрели как различные разновидности боли, так и типы стимулов, способных вызвать ее, обратив внимание на факторы, которые влияют на интенсивность болевых ощущений, — адаптацию, половую принадлежность и всевозможные психоэмоциональные факторы.

Болевое ощущение является результатом стимуляции специализированных рецепторов — ноцицепторов, которые представляют собой свободные нервные окончания, потенциалы действия в которых возникают под воздействием различных стимулов.

Мы изложили предполагаемый механизм восприятия боли — теорию спинальных блокаторов боли (теорию «входных ворот»), согласно которой возникновение боли контролируется некой нейронной системой костного мозга, действующей по принципу «ворот» и либо понижающей нейронную активность, передаваемую от кожи мозгу, либо вовсе «перекрывающей» ее. Имеющие большой диаметр и быстро проводящие нервный импульс волокна (*L*-волокна), которые связывают кожу с центральной нервной системой, перекрывают «ворота» сигнализирующей о боли системы костного мозга, снижая тем самым интенсивность болевого ощущения; нервные волокна небольшого диаметра, медленно проводящие нейронный импульс (*S*-волокна), открывают спинальные ворота и усиливают болевой сигнал, поступающий в головной мозг. Согласно теории спинальных блокаторов боли, уменьшение болевых ощущений под влиянием когнитивно-эмоциональных факторов объясняется тем, что благодаря центральному контрольному механизму, передающему нейронную активность от мозга контрольному клапану, эти факторы способны вызывать перекрывание последнего. Приведены экспериментальные данные и результаты клинических наблюдений, подтверждающие и опровергающие эту теорию. В конце главы мы рассмотрели некоторые способы борьбы с болью и предполагаемые механизмы обезболивающего действия акупунктуры и эндорфинов — эдогенных опиатов, а также возможную связь этих механизмов с теорией спинальных блокаторов боли.

Ключевые слова

Акупунктура
Быстро адаптирующиеся (БА) волокна
Гаптическая система
Гомункулус (корковое представительство)
Иллюзия Аристотеля
Кинестезия (мышечное чувство)
Кожная чувствительность
Латеральный спиноталамический путь
Медленно адаптирующиеся (МА) волокна
Метод Тадомы
Налоксон (лиганд опиатного рецептора)
Ноцицептор (болевой рецептор)
Парадоксальный холод
Передний спиноталамический путь
Пространственный порог тактильной чувствительности
Рецептивное поле
Свободные нервные окончания
Система Брайля
Система тактильно-визуального замещения
Соматосенсорная кора
Способ повышения чувствительности пальцев к шероховатости поверхности
Тактильная стереогнозия
Тельце Пачини
Теория спинальных блокаторов боли
Теплопроводность
Точечная локализация
Физиологический нуль
Щекотка
Эндорфин
Энкефалин
Эффект плацебо

Вопросы для проверки усвоения материала

1. Какова функция кожи? Чем защитная функция кожи отличается от ее функции в качестве сенсорного органа?
2. Перечислите типы кожных ощущений и расскажите о распределении кожных рецепторов.
3. Перечислите названия кожных рецепторов и свободных нервных окончаний, «ответственных» за кожную чувствительность. Почему стимуляция определенных рецепторов вызывает определенные ощущения? От чего это зависит?
4. Что такое сенсорный гомункулус? О какой связи между поверхностью кожи и соматосенсорной корой он свидетельствует?
5. Сравните передний и латеральный спиноталамические проводящие пути. Какие ощущения проводит каждый из них? Охарактеризуйте эти проводящие пути с точки зрения кожных рецептивных полей. Как величина и плотность рецептивных полей влияют на тактильную чувствительность?
6. Чем отличаются друг от друга медленно адаптирующиеся (МА) и быстро адаптирующиеся (БА) волокна, связывающие кожу с центральной нервной системой? Информацию о каких стимулах они воспринимают и передают в мозг?

7. Что является эффективным стимулом для тактильных ощущений? Чем отличаются друг от друга активное и пассивное прикосновения? Что такое тельца Пачини и какую роль в тактильной стимуляции они играют?
8. Расскажите о разных порогах тактильной чувствительности. Тактильная чувствительность разных участков кожного покрова различна. Какие участки кожного покрова наиболее чувствительны к тактильной стимуляции и почему?
9. Расскажите об иллюзии Аристотеля и объясните ее происхождение. Какие особенности стимуляции влияют на адаптацию к тактильным ощущениям?
10. Каким образом изменения комплексной тактильной стимуляции кожи способствуют восприятию пространственной информации и делают возможной коммуникацию? Расскажите о системе Брайля, методе Тадомы и способе замещения визуальной стимуляции тактильной. Может ли комплексная тактильная стимуляция быть источником пространственной информации для незрячих людей? Проиллюстрируйте свой ответ примерами.
11. Какова роль кинестезии как источника информации о положении тела в пространстве?
12. Почему человек не может пощекотать себя сам?
13. Что такое гаптическая система и как сочетание кинестезии и кожной стимуляции обеспечивает тактильную стереогнозию?
14. Опишите сенсорно-перцептивную систему, лежащую в основе тепловых и холодовых ощущений.
15. Расскажите о рецепторах термической стимуляции. Какие точки называются термочувствительными? Какова связь между температурой кожи и термическим ощущением? Является ли физическая температура кожи эффективным стимулом, способным вызвать термические ощущения?
16. Что такое теплопроводность и какова ее роль в возникновении термических ощущений? Расскажите о термической адаптации и о физиологическом нуле. Каковы пределы и границы термической адаптации?
17. Что такое парадоксальный холод? Объясните возникновение теплового ощущения при одновременной стимуляции теплом и холодом. Отвечая на этот вопрос, вспомните о двух змеевиках, по одному из которых течет холодная вода, а по второму — нагретая.
18. Расскажите об адаптивной роли болевых ощущений и об их значении. Как скажется на общем состоянии здоровья человека полное исключение из его жизни болевых ощущений?
19. Каковы принципиальные особенности стимуляции, вызывающей болевые ощущения? Перечислите известные вам разновидности боли.
20. От чего зависит порог болевой чувствительности? Как на него влияют пол человека и такие субъективно-психологические факторы, как ожидания, внимание, внушение и культурные традиции?
21. Расскажите об адаптации к боли. Быстро ли она наступает?

22. Что является основным рецептором боли? Расскажите о ноцицепторах и о тех нервных окончаниях, которые являются ноцицепторами кожи.
23. Расскажите о теории восприятия боли, которая называется теорией спинальных блокаторов боли. Перечислите подтверждающие ее результаты исследований и клинических наблюдений. Как на основании этой теории можно объяснить обезболивание, вызванное стрессом, и возникновение у ампутантов фантомных болей?
24. Расскажите об акупунктуре и о ее роли как обезболивающего средства. Что такое эндорфины? Какие внешние факторы активизируют эндорфинную систему?
25. Как на основании теории спинальных блокаторов боли можно объяснить анальгетический эффект акупунктуры и эндорфинов? Почему налоксон помогает понять механизм обезболивающего действия эндорфинов? Какое влияние на болевые ощущения оказывают гистамин, брадикинин и простагландин?

ГЛАВА 17

Восприятие вкуса: хеморецепторы вкусовых ощущений

Эта и следующая главы посвящены восприятию химических свойств веществ — вкусовым ощущениям и обонянию. Восприятия вкуса и запаха основано на стимуляции специализированных рецепторов химическими веществами. Именно поэтому указанные рецепторы называются хеморецепторами. В то время как для человека доминирующими ощущениями являются зрение и слух, для большинства животных сенсорные сигналы, посылаемые химическими веществами, — это источниками жизненно важной информации. Например, запах настораживает животных, сигнализируя о приближении друга (и потенциального полового партнера) или врага, а химические вещества, попавшие в полость рта, позволяют животным «провести их дегустацию», попробовать их, прежде чем начать их есть и прежде чем начнет функционировать механизм слюноотделения и связанный с ним механизм образования желудочного сока, которые готовят желудочный тракт животного к перевариванию пищи. Чувствительность к химическим веществам, присутствующим в естественной среде обитания, жизненно важна для всех животных, поскольку они вынуждены взаимодействовать с ними и реагировать на них.

Помимо того что в основе и вкусовых ощущений, и обоняния лежит химическая стимуляция, между этими ощущениями существует и функциональная связь и вместе они являются источником единого сенсорного впечатления. Всем известно, как связаны между собой запах и вкус пищи. Если наша чувствительность к запахам по какой-либо причине снижается или если мы вовсе лишаемся ее, как бывает, например, при сильном насморке, нам кажется, что вся еда имеет одинаковый вкус. Например, если отвлечься от запаха, то окажется, что на вкус сырой картофель удивительно похож на яблоко. Точно так же люди, лишенные обоняния, не могут отличить одно блюдо от другого, ориентируясь исключительно на их вкус. Несложный эксперимент, описанный ниже, подтверждает справедливость этих слов.

Экспериментальное подтверждение

Влияние запаха на вкус

Многие приписываемые пище вкусовые качества на самом деле связаны с ее запахом и определяются им. Вы сами легко можете убедиться в этом на примере драже, изготовленных с использованием разных фруктовых ароматизаторов. Не глядя на конфетку и зажав нос, поло-

жите ее в рот и начните есть. Если вы проделаете это с драже разных видов, вам, скорее всего, покажется, что все они имеют одинаковый сладкий вкус. Но если, жуя одну из конфет, вы перестанете сжимать нос, вы внезапно почувствуете ее настоящий вкус и поймете, какую именно конфету едите. Точно так же такие привлекательные вещи, как шоколад и ваниль, не способны вызвать привычных ощущений, если вы не чувствуете их запаха (Freedman, 1993). То обстоятельство, что ощущения, подобные описанным выше, вызываются скорее не вкусом, а запахом пищи, послужило основанием для рекомендаций диетологов некоторым пациентам: уменьшив запах пищи и превратив ее таким образом в менее «вкусную», можно уменьшить ее привлекательность, а значит, и потребление. Практически о том же говорит и старинная санскритская поговорка: «Вдохнуть аромат пищи – значит наполовину утолить свой голод» (Amit Sarkar, 1997).

Многообразие форм и происхождение хеморецепции

Нет ни необходимости, ни даже возможности провести четкую границу между восприятием вкуса и запаха у представителей всех биологических видов. Достоверно известно, что многие животные, обитающие в воде, способны воспринимать химические вещества. Так, у рыб есть напоминающая нос ямка, поверхность которой «устлана» хеморецепторами; рецепторы вкуса распределены у рыб по всему телу, но основное их количество сосредоточено во рту. Однако у представителей морской фауны способность к распознаванию химических соединений трудно разделить на способность к восприятию вкуса и способность к восприятию запаха, поскольку и та и другая являются источниками информации о химических соединениях, присутствующих в воде. Скорее всего, общая хемочувствительная система разделилась на две анатомически не зависимые друг от друга, но функционально связанные системы, воспринимающие как химическую информацию, поступающую изнутри, — вкус, так и поступающую извне — обоняние, на том этапе эволюции, когда возникли земноводные, приспособленные к жизни и на суше, и в воде.

Поскольку рецепторы вкуса (вкусовые почки) найдены почти у всех позвоночных, можно утверждать, что сенсорная система, предназначенная для восприятия вкуса, развилась на ранних стадиях эволюционного филогенеза позвоночных. По данным Гласса, восприятие вкуса сформировалось раньше, чем восприятие запаха (Glass, 1967). Обоняние развилось как средство извлечения химической информации из воздуха, как «вкус на расстоянии» и является «побочным продуктом» дыхания с помощью рта и носа. Это активный процесс, позволяющий распознавать события на расстоянии благодаря их запахам. Тесная связь, существующая между дыханием и обонянием, позволяет предположить, что канал, по которому поступает информация о запахах, постоянно открыт, и объясняет неизменную готовность многих организмов к восприятию запахов. В отличие от способности к восприятию информации из воздуха способность к восприятию информации из жидкостей ограничена ртом и языком: в полости рта, которая в известной мере является замкнутым пространством, задерживаются влага, — основной компонент слюны, и влага слизистой оболочки. Помимо способности к восприятию растворенных в воде химических компонентов, обусловленной наличием специализиро-

ванных детекторов вкуса, полость рта проявляет способность и к восприятию такой кожной и гаптической информации, как информация об относительном местоположении, объеме, текстуре и температуре веществ.

Функции хеморецепции

Химические сигналы являются посредниками в передаче непрерывного потока информации, благодаря чему и играют роль мощных побудительных мотивов, вызывающих мгновенные биологические и поведенческие реакции. Следовательно, способность человека к хеморецепции следует рассматривать как результат длительного эволюционного развития, обусловленного жизненно важной потребностью реагировать на динамичные и исключительно информативные химические средовые факторы. Поскольку поиск пищи и ее потребление играют решающую роль в выживании видов, есть все основания предположить, что хеморецепция возникла в результате эволюции для обслуживания прежде именно этих процессов. По мнению Дж. Дж. Гибсона (Gibson, 1966) и других авторов, функционально вкусовые ощущения и обоняние можно рассматривать как систему *поиска и дегустации пищи,* включающую в себя различные связанные с пропитанием действия: поиск пищи, ее дегустацию и оставление в рационе или отказ от ее дальнейшего использования. Разумеется, в этом процессе запах предшествует вкусу. Как писал Монкрифф, «запах — это сигнал, который пища посылает на расстоянии, а ее окончательную судьбу решает вкус: благодаря вкусу она либо получает одобрение, либо нет, причем отсутствие одобрения является предвестником отвращения к ней» (Moncrieff, 1951, p. 58).

Однако в восприятии некоторых событий, происходящих в окружающей среде, запах и вкус могут использоваться независимо друг от друга. Обоняние может быть использовано для восприятия информации, непосредственно не связанной с актом пищеварения, например информации о присутствии хищника, или жертвы, или потенциального полового партнера, а вкус — для распознавания испорченных или токсичных продуктов или веществ (Palmerino et al., 1980). Иными словами, вкус позволяет организму, попробовав, оценить ту или иную пищу, прежде чем начать есть ее. Например, именно вкусом обусловлены некоторые пищевые предпочтения. Так, крысы, лишенные соленой пищи, при возможности предпочитали именно ее (Richter, 1942).

Первичные вкусовые ощущения и химические стимулы

Первичные вкусовые ощущения

Практика показала, что человек способен различать **четыре первичных вкуса** — *сладкий, соленый, горький* и *кислый*. Некоторые исследователи полагают, что к числу первичных могут быть отнесены и некоторые другие вкусовые ощущения. Например, Лолесс (Lawless, 1987) не исключает такой возможности в отношении *металлического* (*metallic*) вкуса, *известкового* (*chalky*) вкуса и вкуса *умами* (*umami*) — являющегося, по мнению японских психофизиков, одним из первичных вкусов

(Schiffman, 1988; Scott & Plata-Salaman, 1991, p. 351). **Умами** в весьма приблизительном переводе с японского означает «восхитительный вкус» или «пикантность» и характеризует вкус, присущий МГН, — моноглутамату натрия, соли аминокислоты, о котором более подробно будет рассказано ниже, при обсуждении вопроса о модификаторах вкуса. Однако и большинство дискуссий, и огромная научная литература, посвященные вкусовым ощущениям человека, исходят из существования лишь четырех первичных вкусовых ощущений (Bartoshuk, 1988; Erickson, 1984; Levenson, 1995).

Существование всего лишь четырех первичных вкусов вовсе не означает, что мы способны испытывать лишь весьма ограниченный набор вкусовых ощущений. Вспомните, что огромное разнообразие цветовых ощущений является результатом функционирования фоторецепторов (колбочек) всего лишь трех типов (глава 5). Как станет ясно из изложенного ниже материала о взаимодействии вкусов, четыре первичных вкуса являются источниками чрезвычайно разнообразных и сложных вкусовых ощущений.

Происхождение первичных вкусовых ощущений

Разные исследователи по-разному оценивают значимость первичных вкусовых ощущений для человека. Согласно Монкриффу, большее значение имеют соленый и кислый вкус, ибо способность к восприятию вкуса связана с эволюцией биологических видов, зародившихся в воде: «Поскольку мы происходим от обитавших в морской воде беспозвоночных, следует признать, что способность к восприятию соленого вкуса появилась на самых ранних стадиях эволюции, вслед за ним появилась способность к восприятию кислого вкуса, которая должна была функционировать преимущественно как предупреждение об опасности. Оба эти чувства более связаны с окружающей средой и безопасностью, нежели с пищей. С ней связаны появившаяся позднее способность к восприятию сладкого и горького вкуса. (Moncriff, 1951, p. 131). Для биологических видов, обитающих в море, соль — основа жизни; кислый вкус может свидетельствовать о загрязнении воды продуктами коррозии или гниения под воздействием бактерий. Сладкий вкус, столь привлекательный для многих видов, как правило, присущ веществам, имеющим питательную ценность. Горький вкус почти всегда свидетельствует о том, что вещество вредно для организма или ядовито. Большинство диких животных не употребляют в пищу горькие вещества: они обладают вкусовым механизмом, сформировавшимся в ходе эволюции и естественного отбора и способным защитить их от токсинов природного происхождения.

Потребность человека в соли требует специального обсуждения. Соль исполняет адаптивную функцию и играет уникальную роль в так называемом водно-солевом обмене. Соль участвует во многих химических реакциях, а некоторые процессы, в частности те, на которых основана работа сердца как насоса, качающего кровь, возможны лишь при определенной концентрации соли в плазме крови. Благодаря потоотделению и функционированию почек организм постоянно теряет небольшие количества соли. Если эти потери не компенсируются и становятся чрезмерными, концентрация соли в крови может опуститься ниже критического уровня (аномально низкая концентрация соли в крови называется *гипонатремией*).

Пытаясь повысить концентрацию соли в крови до физиологически нормального уровня, организм реагирует на этот дисбаланс усиленным выделением влаги. При продолжительной нехватке соли в крови организм лишается способности удерживать влагу, результатом чего становится его обезвоживание, как следствие, — неспособность сердца качать слишком густую кровь и его остановка.

Понятно, что потребление достаточного количества соли жизненно важно. Мы по собственному опыту знаем, что чрезмерная, критическая потеря натрия вызывает непреодолимую потребность в соленой пище (Beauchamp, 1987). На протяжении столетий соль принадлежала к числу наиболее дорого ценившихся продуктов. В Римской империи фиксированная часть заработка солдат называлась *salarium argentum* (*«соленые деньги»*) и предназначалась исключительно для покупки ими необходимого для полноценного питания количества соли. Современное английское слово *salary*, что значит «жалованье», или «заработная плата», происходит именно от этого термина.

Диаметрально противоположна сказанному выше интересная точка зрения, согласно которой чувствительность к соли возникла в ходе эволюции не как ответ на необходимость «соблюдать определенную солевую диету» (исключение, возможно, составляют лишь такие травоядные животные, как овцы и олени, постоянно испытывающие «солевой голод»), а в первую очередь как *предостережение* против чрезмерного употребления соли, как средство предотвращения «избыточной солености» (*hypersalinity*) (Denton, 1982; Dethier, 1977). По мнению авторов подобного предположения, чувствительность к соли можно рассматривать как часть системы контроля и регулирования, назначение которой — обнаружение избыточной концентрации солей. Подобная система имеет критически важное значение для животных, обитающих на берегах морей и использующих для питья морскую воду.

Несмотря на то что существование механизма, регулирующего потребление соли, считается доказанным, мы демонстрируем весьма сильную, даже вредную для здоровья тягу к соленой пище. Известно, что взрослому человеку ежедневно требуется от 1 до 3 г соли (Logue, 1991). Однако в дневной рацион взрослого американца входит от 6 до 8 г соли (около 1,25 чайной ложки) и даже больше, что значительно превышает реальную потребность организма (Beauchamp, 1987; Denton, 1986). Чрезмерное потребление соли признается вредным, поскольку у многих людей оно становится одной из основных причин гипертонической болезни.

Химические стимулы вкусовых ощущений

Какие именно химические стимулы способны вызвать первичные вкусовые ощущения? Во-первых, они должны быть растворенными или растворимыми в воде веществами, и это требование относится *ко всем* потенциальным источникам вкусовых ощущений. Обычно потенциально *вкусное*, или имеющее вкус, вещество должно раствориться в слюне, чтобы его вкус можно было оценить, что ограничивает количество веществ, способных вызвать вкусовые ощущения, водорастворимыми соединениями. В соответствии с этим маслянистые вещества, как правило, являются слабыми стимулами вкусовых ощущений.

Вкусовые качества веществ в первую очередь зависят от их химической природы. Как правило, кислым вкусом обладают вещества, являющиеся по своему хими-

ческому строению и свойствам кислотами. Не исключено, что способность воспринимать кислый вкус возникла в ходе эволюции как предостережение против употребления гнилой пищи: в состав продуктов разложения под воздействием бактерий входят преимущественно кислоты. Однако не все вещества, являющиеся по своему строению и химическим свойствам кислотами, имеют кислый вкус (например, аминокислоты и сульфоновые кислоты сладкие), кроме того, кислыми на вкус могут быть не только кислоты. Большинство соединений, относящихся к классу солей, имеют соленый вкус, но совсем не все: хлорид цезия, например, горький. Горький вкус присущ алкалоидам — стрихнину, хинину, никотину и кокаину, но среди соединений, относящихся к другим классам, тоже есть горькие вещества, в частности иодид калия и сульфат магния, являющиеся по своему строению солями, тоже имеют горький вкус.

Сладкий вкус, присущий многим продуктам питания, ассоциируется с органическими соединениями, молекулы которых построены из атомов углерода, водорода и кислорода, например с углеводами и аминокислотами. В небольших концентрациях сладкий вкус имеет и синтетический бескалорийный сахарин, который не усваивается организмом, хлороформ, ацетат свинца, известный под названием «свинцовый сахар», и соли бериллия. (Первое название бериллия — глюциний, что в переводе с латыни означает «сладкий элемент».) Ацетат свинца, соли бериллия наряду с большинством антифризов — смертельные яды, приторно сладкие на вкус. Помимо описанных выше исключений, в том числе и некоторых синтетических соединений, следует упомянуть и два сладких на вкус протеина, найденных в ряде тропических фруктов и отличающихся по строению от углеводов (Cagan, 1973).

Порой бывает нелегко определить, какое именно из первичных вкусовых ощущений вызывает то ли иное вещество, поскольку вкус зависит от концентрации. Например, большинство людей воспринимают разбавленные растворы натриевой соли сахарина преимущественно как сладкие, а концентрированные растворы — как горькие (Schiffman et al., 1995). Аналогичную зависимость вкуса от концентрации демонстрируют и некоторые растворы неорганических солей. Например, слабые растворы хлорида лития имеют сладкий вкус, а по мере увеличения концентрации они приобретают кислый и солоноватый вкус (Dzendolet & Meiselman, 1967).

Известно слишком много исключений, чтобы можно было объяснить вкусовые ощущения, вызываемые различными веществами, только особенностями их химического строения. На самом деле строгой зависимости между строением вещества и вызываемым им вкусовым ощущением не существует. Вкусовое ощущение может быть вызвано даже введением того или иного химического соединения непосредственно в кровь. Например, инъекции сахарина вызывают сладкий вкус. Известно также, что вкусовые ощущения могут быть реакцией на стимуляцию электрическим током: стимуляция языка постоянным током приводит к появлению кислого вкуса (Plaffmann, 1959). И наконец, последнее. Определенные вкусовые ощущения возникают и под воздействием термической стимуляции (Frank, 2000). Слабое нагревание или охлаждение небольших участков поверхности языка способны вызвать вкусовые ощущения. Например, у многих людей нагревание небольшого участка передней поверхности языка от 20 до 35 °C (от 68 до 95 °F) вызывает ощущение сладкого вкуса (Cruz & Green, 2000).

Анатомия и физиология вкусового анализатора

Рецепторы вкуса

Основными рецепторами вкуса являются **вкусовые почки** (рис. 17.1). Эти специализированные органы вкуса располагаются в небольших ямках и желобках полости рта, гортани, глотки, а также на внутренней поверхности щек, на мягком нёбе (верхней стенке ротовой полости); особенно богата вкусовыми почками дорсальная поверхность языка. Человек имеет от 9000 до 10 000 вкусовых почек. Как правило, кластеры вкусовых почек лежат внутри небольших, но видимых возвышений на поверхности языка, называемых **сосочками**. Известны сосочки четырех типов, отличающиеся друг от друга формой и местоположением: грибовидные, нитевидные, листовидные и желобоватые (рис. 17.2). Наибольшая плотность нитевидных сосочков — в центре языка, это единственный тип сосочков, в которых отсутствуют вкусовые почки.

В состав вкусовой почки входит примерно 50–150 вкусовых клеток; каждая из них заканчивается *микроворсинкой,* кончик которой лежит во вкусовой поре и вступает в непосредственный контакт с раствором химического соединения, воздействующего на поверхность языка. Продолжительность жизни вкусовых клеток очень невелика — всего несколько дней, и они постоянно возобновляются. Вкусовые клетки принадлежат к наиболее быстро стареющим клеткам нашего организма. По мере того как клетки стареют, они смещаются от края вкусовой почки к ее центру. А это значит, что различные вкусовые клетки внутри одной вкусовой почки представляют разные стадии их развития, дегенерации и миграции. Полагают, что чувствительность вкусовой клетки зависит от ее возраста. Следовательно, по мере старения организма процесс замещения вкусовых клеток замедляется и уменьшается вкусовая чувствительность. Согласно результатам одного исследования,

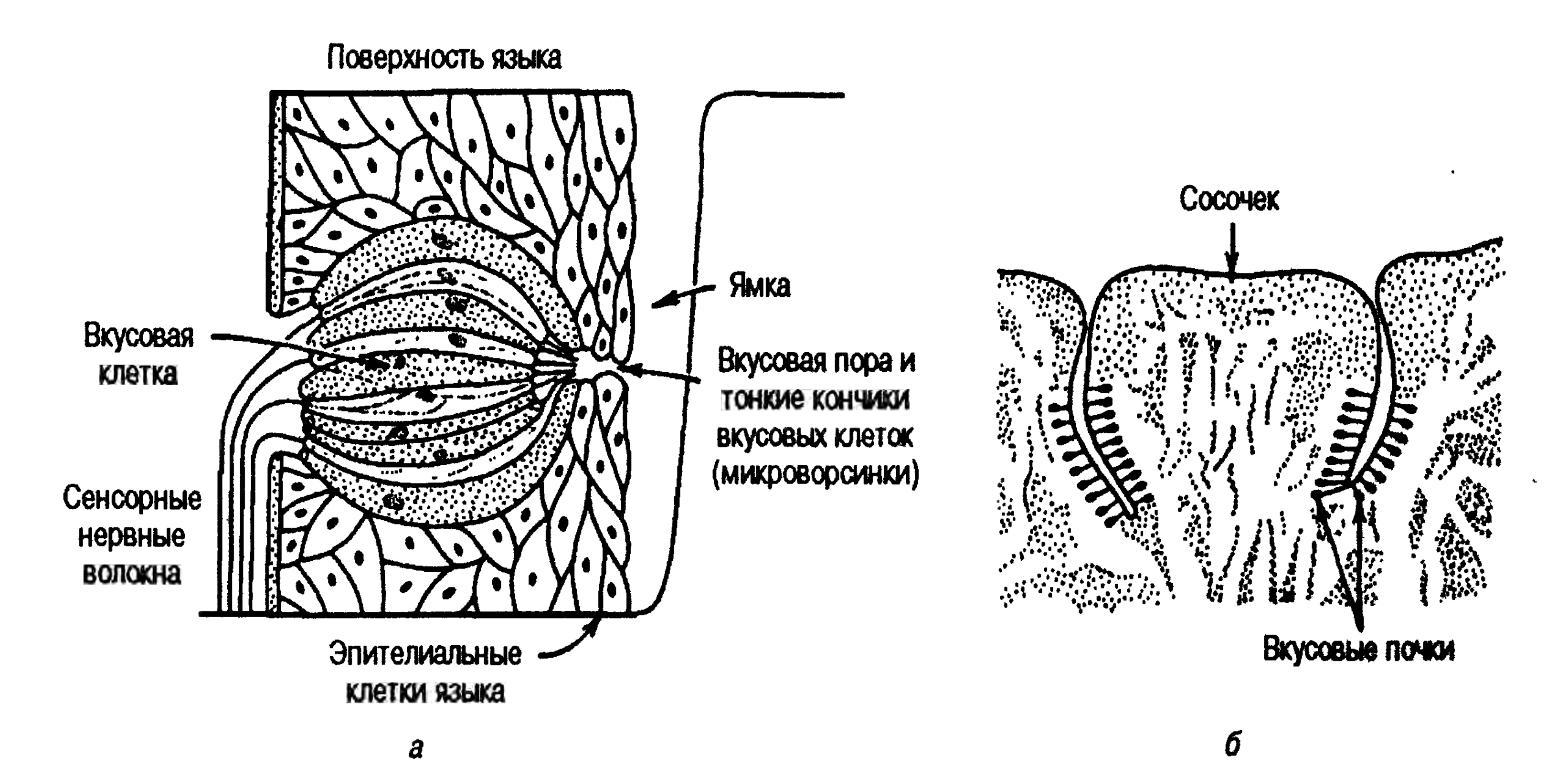


Рис. 17.1. *а* – строение индивидуальной вкусовой почки. Сенсорные нервные волокна связаны со вкусовыми клетками. Микроворсинки вкусовых клеток входят во вкусовую пору. *б* – кластеры вкусовых почек образуют сосочки

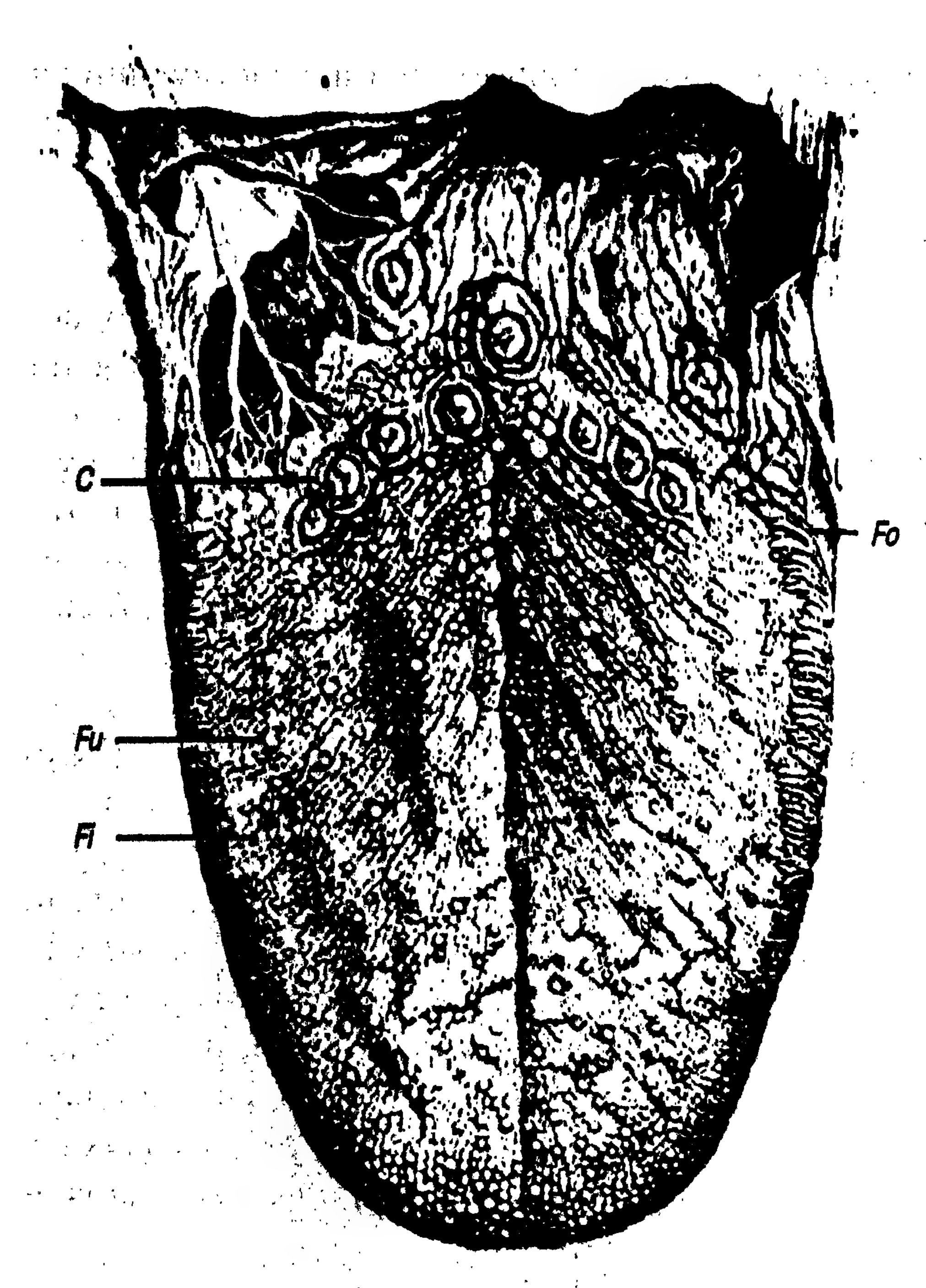


Рис. 17.2. Распределение сосочков на дорсальной поверхности языка: *C* – желобоватые, *Fu* – грибовидные, *Fi* – нитевидные. Листовидные сосочки (*Fo*) располагаются на латеральной поверхности языка и в складках, идущих вдоль его краев (*Источник*: Geldard, 1972, p. 488)

наиболее заметно возрастное уменьшение чувствительности к сладкому и соленому, что же касается чувствительности к горькому и кислому, то с годами она возрастает (Schiffman, 1974b). Однако чувствительность к запахам снижается гораздо быстрее, чем вкусовая чувствительность. «Следовательно, горькая пища, имеющая приятный запах (например, зеленый перец, несладкий шоколад), воспринимается пожилыми людьми просто как горькая, поскольку приятный запах более не участвует в создании "букета"» (Schiffman, 1975).

Проводящие пути вкусового анализатора

Рецепторы вкуса связаны с разными нервными волокнами. Импульсы от вкусовых рецепторов, располагающихся в передней части языка, воспринимаются волокнами *барабанной струны лицевого нерва. Языкоглоточный нерв* связан с рецепторами вкуса, расположенными в задней трети языка, а *верхний гортанный нерв, ветвь блуждающего нерва,* — со вкусовыми рецепторами гортани, глотки и надгортанника. Пока что нам точно не известно, как именно происходит передача вкусового сигнала в мозг. Однако мы знаем, что нервный импульс поступает из полости рта в таламус, а оттуда — в несколько кортикальных зон, расположенных преимущественно в основании *соматосенсорной коры* теменной доли, т. е. туда же, куда поступает информация о стимуляции кожи лица и полости рта (см. рис. 17.3). Разуме-

ется, имеет место и иннервация структур ствола головного мозга, участвующих в таких рефлекторых действиях, сопутствующих вкусовым ощущениям, как пережевывание пищи и ее глотание.

Изучение нейронной активности рецепторов вкуса

Наши представления о физиологии вкусовых ощущений базируются преимущественно на изучении электрофизиологической активности системы восприятия вкуса. Например, если микроэлектрод вводится в изолированную вкусовую клетку и при этом язык орошается раствором вещества, имеющего определенный вкус, скорость возникновения потенциалов действия в этой клетке изменяется и это изменение можно измерить. Использование различных химических стимулов свидетельствует о том, что, как правило, единичная вкусовая клетка реагирует более чем на один вкус. Одни клетки реагируют на большое число стимулов, другие — на ограниченное число стимулов. Более того, разные клетки могут демонстрировать разную чувствительность по отношению к одному и тому же стимулу. Было также доказано, что единичные вкусовые почки могут быть чувствительными ко всем четырем первичным вкусовым стимулам (Arvidson & Friberg, 1980).

Результаты изучения активности единичного нервного волокна барабанной струны лицевого нерва кошки свидетельствуют о таком же отсутствии избирательности. Согласно этим результатам, большинство нервных волокон реагируют более чем на один первичный вкусовой стимул. Результаты изучения нейронной активности единичных вкусовых клеток, вкусовых почек и нервных волокон различных биологических видов, включая и человека, не позволяют сделать вывод о существовании нейронной избирательности в кодировании информации о вкусовых стимулах.

Межволоконные паттерны нейронных импульсов

Отсутствие нейронной избирательности осложняет изучение механизма возникновения вкусовых ощущений. Основываясь на том, что индивидуальные нервные волокна могут иннервироваться под влиянием более чем одного вкусового стимула, Пфаффманн предположил, что в основе вкусового ощущения лежит **афферентное кодирование (центростремительное)** (Pfaffmann, 1959, 1964). По мнению автора, вкусовое ощущение является результатом активности не одного какого-либо волокна, а группы волокон. Согласно этому представлению, характер вкусового ощущения определяется не одним нервным волокном и не группой специфических волокон, а зависит от *паттерна*, возникшего в общем пучке (совокупности) волокон, т. е. от **межволоконного паттерна нейронных импульсов** (*cross-fiber patterning*). Поскольку на уровне самого сенсорного органа нейронная избирательность отсутствует, резонно предположить, что кодирование вкусовой информации — хотя бы частично — происходит на более высоких уровнях центральной нервной системы — на проводящих путях в мозг или в самом мозге.

Принципиальное значение для понимания нейрофизиологических основ вкусовых ощущений имеет ответ на следующий вопрос: какая связь существует между этими паттернами нейронной активности и различными вкусовыми ощущениями? Для изучения *межволоконного паттерна нейронных импульсов* Эриксон

разработал интересный тест на поведение (Erickson, 1963) и изучил возникновение потенциалов действия в пучке волокон барабанной струны лицевого нерва в ответ на стимуляцию различными солями. На рис. 17.3 представлены результаты изучения нейронной активности 13 вкусовых волокон, стимулируемых растворами трех разных солей: хлорида натрия (NaCl), хлорида калия (KCl) и хлорида аммония (NH_4Cl). Стимуляция растворами хлоридов аммония и калия приводит к возникновению идентичных с точки зрения скорости возникновения потенциалов действия паттернов нейронной активности. А вот паттерн нейронной активности вкусовых волокон, вызванный стимуляцией хлоридом натрия, иной.

Чтобы решить, связаны ли эти обнаруженные сходства и различия с реальными вкусовыми ощущениями, использовался тест, основанный на *генерализации вкуса*. Приступая к проведению экспериментов, автор поставил перед собой следующие вопросы: имеют ли хлориды аммония и калия одинаковый вкус и отличается ли от них по вкусу хлорид аммония? Крыс приучили избегать одного из солевых растворов тем, что они подвергались электрическому шоку каждый раз, когда пробовали его. Когда становилось ясно, что их реакция избегания на этот тестовый раствор надежна, они подвергались тестированию другими растворами. Эта процедура была выполнена для всех трех солей. Одну группу подопытных животных

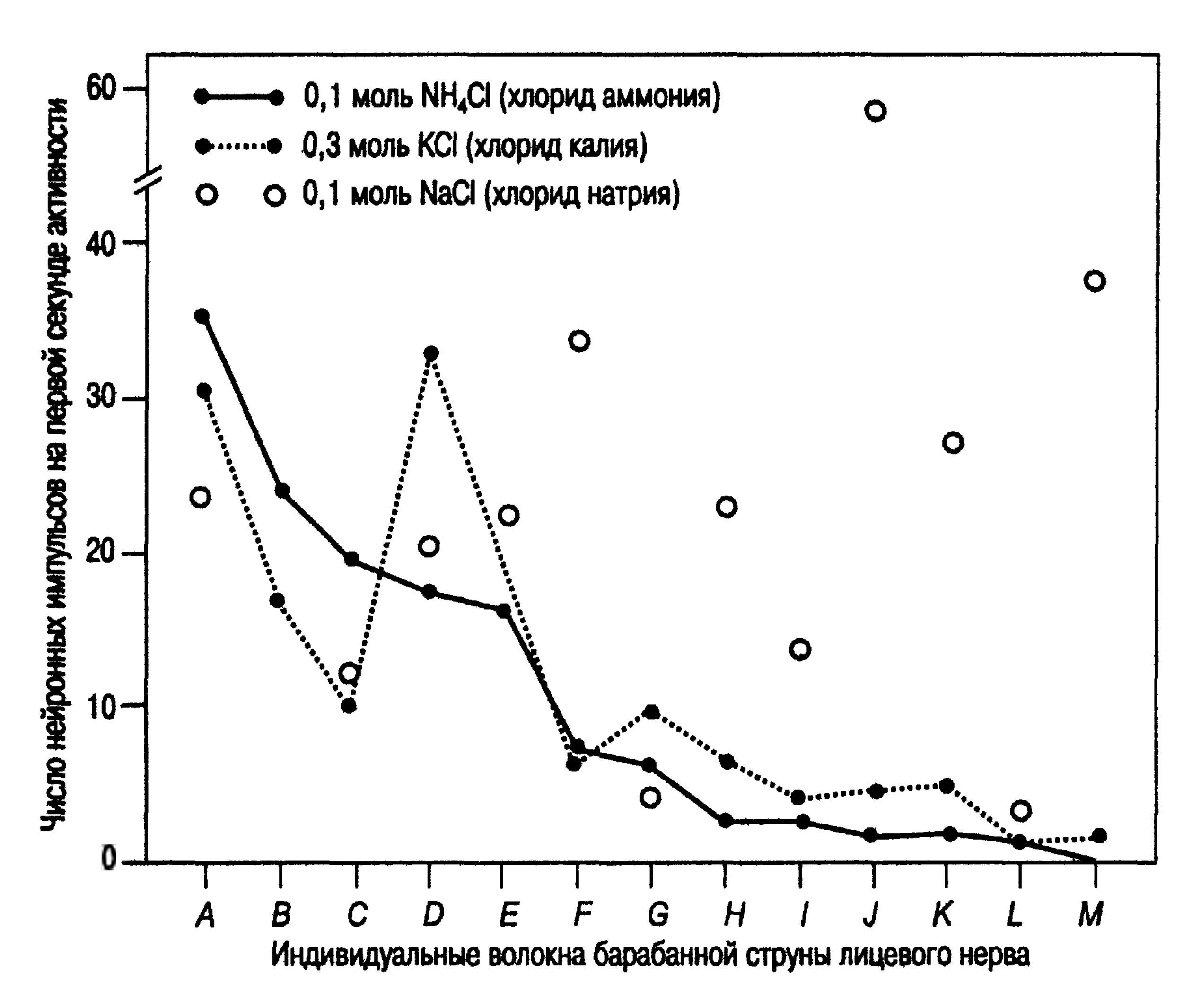


Рис. 17.3. Нейронная реакция 13 волокон барабанной струны лицевого нерва крыс на стимуляцию языка растворами трех солей

Порядок расположения волокон соответствует последовательности их возбуждения при стимуляции хлоридом аммония. Из данных, представленных на рисунке, следует, что паттерны нейронной активности, вызванной стимуляцией хлоридом калия и аммония, идентичны и отличны от паттерна нейронной активности, вызванной стимуляцией хлоридом натрия (NaCl). (*Источник*: R. P. Erickson. Sensory neural patterns and gustation. В книге Y. Zotterman (Ed.). Olfaction and taste. New York: Pergamon Press, 1963)

с помощью шока отучали пить раствор хлорида аммония, другую — раствор хлорида калия и третью — раствор хлорида натрия. Стимулируемые двумя солевыми растворами, за которые их *не подвергали* воздействию электрического шока, крысы демонстрировали ярко выраженную реакцию избегания на тот раствор, вкус которого был аналогичен вкусу раствора, сочетавшегося с шоком. Так, крысы, которые изначально были натренированы на избегание хлорида аммония, значительно чаще избегали раствора хлорида калия, чем раствора хлорида натрия. Точно так же и крысы, которых приучили избегать раствора хлорида калия, гораздо чаще избегали раствора хлорида аммония, чем раствора хлорида натрия. Крысы, приученные избегать раствора хлорида натрия, практически не избегали ни раствора хлорида калия, ни раствора хлорида аммония.

Следовательно, информация о вкусе кодируется в виде паттерна активности многих нейронных элементов. Согласно анализу Эриксона, возникновение различных вкусовых ощущений является результатом запуска разных паттернов нейронных импульсов, проходящих через ряд вкусовых волокон.

Лучший стимул и меченые нервные волокна

Теперь мы уже знаем, что большинство вкусовых волокон «настроено» на восприятие различных вкусовых ощущений и чувствительно к воздействию всех четырех первичных вкусов. Однако при стимуляции достаточно представительной совокупности нервных волокон оказывается, что многие волокна «отдают предпочтение» определенному вкусу. Как правило, стимулы одного вида оказываются более эффективными и вызывают наибольшую нейронную активность данного вкусового нервного волокна, вследствие чего и могут быть названы **лучшими стимулами** для этого волокна. Следовательно, степень специфичности вкусового рецептора может быть оценена на основании изменений чувствительности данного нервного волокна к различным вкусовым стимулам. А это значит, что хотя отдельно взятые вкусовые волокна и могут реагировать не только на какой-то один определенный вкус, в действительности они все же «настроены» на определенный вкусовой стимул. Иными словами, нейронные импульсы возникают в волокнах быстрее и с большей скоростью, если они стимулируются их *лучшим стимулом*; реакция этих волокон на другие вкусовые стимулы выражена менее ярко. Это предположение подтверждается результатами изучения механизма восприятия вкусовых ощущений хомяками (Frank, 1973, 1977), обезьянами (Pfaffmann, 1974; Pfaffmann et al., 1976) и крысами (Nowlis et al., 1980; Scott & Chang, 1984), у которых обнаружены вкусовые нервные волокна, демонстрирующие именно такую реакцию на лучший стимул.

Доказано существование четырех основных пучков волокон, обладающих селективностью по отношению к каждому из четырех первичных вкусовых ощущений (Pfaffmann, 1978; Smith, 1984). Более того, каждому из этих пучков может быть присвоена определенная **метка** (*labeled line*), т. е. нервные вкусовые волокна можно *пометить* исходя из вкусовых качеств их *лучших стимулов*. Следовательно, хотя нервные волокна могут быть чувствительными к разным стимулам и даже в известной мере реагировать на любую вкусовую стимуляцию, данное волокно может также быть и максимально чувствительным к своему лучшему стимулу. В соответ-

ствии с подобным подходом вкусовые волокна можно *пометить* на основании их максимальной чувствительности. Например, когда стимулируется пучок волокон, для которых лучшим стимул — сахароза, ощущается сладкий вкус.

Экспериментальные данные, на основании которых были сформулированы как представления о меченых волокнах, так и представления о паттерне перекрестной нейронной активности, приведены на рис. 17.4. Ломаные линии — профили активности пяти волокон барабанной струны лицевого нерва хомяка, для которых лучшими стимулы соль и сахар, при стимуляции четырьмя первичными вкусовыми стимулами. Каждая кривая отражает нейронную активность единичного нервного волокна при его раздражении стимулами четырех первичных вкусовых ощущений. Хотя каждое из этих волокон в той или иной мере стимулируется более чем одним

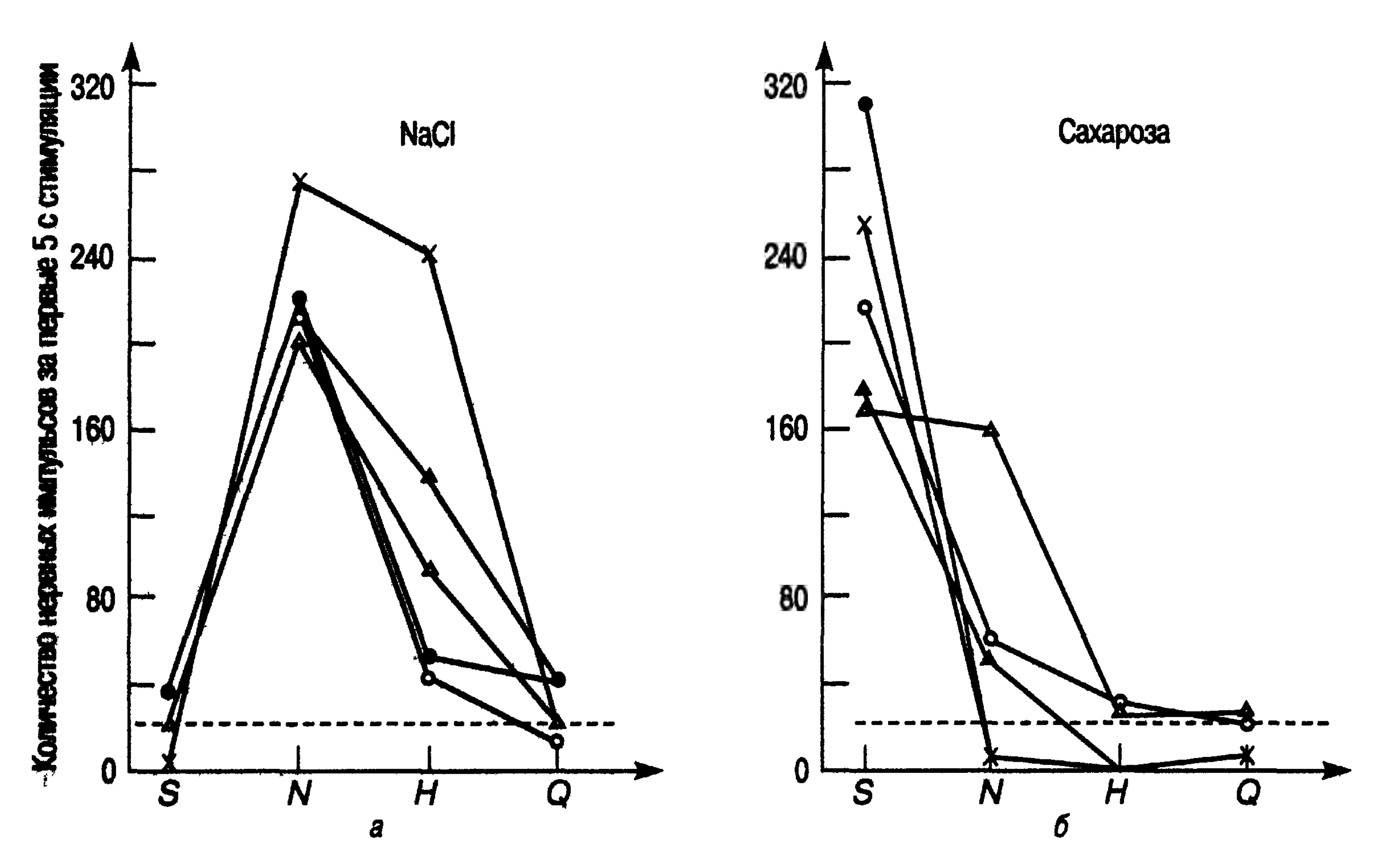


Рис. 17.4. Нейронная активность вкусового волокна барабанной струны лицевого нерва хомяка

Каждая линия на обоих графиках отражает нейронную реакцию единичного нервного волокна на стимуляцию четырьмя первичными вкусовыми стимулами. На абсциссе отложены четыре стимула первичных вкусовых ощущений, использованных для активации нервного волокна: *S* (сахароза, сладкий вкус), *N* (хлорид натрия, соленый вкус), *H* (соляная кислота, кислый вкус) и *Q* (хинин, горький вкус). На ординате отложено число нервных импульсов, возникших в каждом нервном волокне в ответ на стимуляцию каждым из вкусовых стимулов в течение первых 5 с стимуляции. Пунктирная линия внизу – произвольный порог чувствительности.

На графике слева представлены линии, характеризующие активность 5 вкусовых волокон, которые наиболее активно реагировали на стимуляцию хлоридом натрия (для этих волокон метка – соленое вещество), а на графике справа – линии, характеризующие активность пяти вкусовых волокон, наиболее активно реагирующих на стимуляцию сахарозой (для них метка – сладкое вещество). Волокна, принадлежащие к обоим этим типам (т. е. как те, для которых лучший стимул – соль, так и те, для которых лучший стимул – сахар), примерно одинаково реагируют на стимуляцию остальными тремя вкусовыми стимулами. Так, 5 волокон, для которых лучший стимул – соль, едва реагируют на кислый вкус (соляная кислота) и очень слабо (почти на уровне порогового значения, обозначенного пунктирной линией) – на сахарозу и хинин. Следовательно, метками для этих волокон будет «соль». (*Источник*: Frank, 1973)

вкусовым стимулом, оно *наилучшим образом* реагирует только на один стимул первичного вкусового ощущения, и кластер подобных волокон кодирует информацию об одном определенном вкусовом ощущении.

Наши представления о нейрофизиологических основах передачи вкусовой информации базируются на обоих этих подходах: на межволоконных паттернах нейронных импульсов и на избирательной чувствительности пучков нервных волокон, т. е. на существовании лучшего стимула и пучков меченых волокон. Эти подходы не взаимоисключающие. Пучки меченых разными метками нервных волокон способны *отличать друг от друга* четыре первичных вкуса, а межволоконный паттерн нейронного импульса отражает различия между стимулами *одного и того же вида*, т. е. вызывающими одно из первичных вкусовых ощущений, например различие между хлоридами натрия и калия, обладающими соленым вкусом (рис. 17.3).

Пороги вкусовой чувствительности

Сейчас мы обращаемся к проблеме оценке чувствительности человека к вкусовым ощущениям и к рассмотрению общих представлений об абсолютных порогах вкусовой чувствительности. Это исключительно трудная проблема, поскольку вкусовая чувствительность зависит от многих стимульных факторов. Едва ли не самым важный из них — химия полости рта. Слюна, растворяющая пищу, представляет собой сложную смесь химических соединений, содержащую как неорганические вещества — хлориды, фосфаты, сульфаты и карбонаты, так и органические соединения — протеины и пищеварительные ферменты, а также диоксид углерода. После продолжительного промывания языка дистиллированной водой, в результате которого вкусовые рецепторы в известной мере освобождаются от слюны, порог чувствительности к соли значительно снижается (McBurney & Pfaffman, 1963; O'Mahoney & Wingate, 1974).

Помимо химического состояния полости рта на пороговые значения вкусовой чувствительности влияют также химическая природа стимула и его концентрация, и нет ничего удивительного в том, что при переходе от одного вещества к другому они могут весьма существенно изменяться. Пороги вкусовой чувствительности также зависят и от того, что именно человек ел до их определения, от температуры химического стимула, от местоположения и площади стимулируемого участка, возраста испытуемого и различных процедурных особенностей тестирования (Lawless, 1987; O'Mahoney et al., 1976). Ниже будет рассмотрено влияние некоторых из этих факторов.

Пороги вкусовой чувствительности и температура

В зависимости от того, к какому именно вкусу определяется порог чувствительности и с помощью какого вещества, на результаты определения могу влиять либо понижение температуры, либо ее повышение, либо и то и другое. Некоторые данные о зависимости порога вкусовой чувствительности от температуры, представленные в публикации (McBurney, Collings & Glanz, 1973), обобщены на рис. 17.5.

Обратите внимание на то, что самые низкие пороговые значения чувствительности ко всем четырем веществам, являющимся носителями четырех первичных

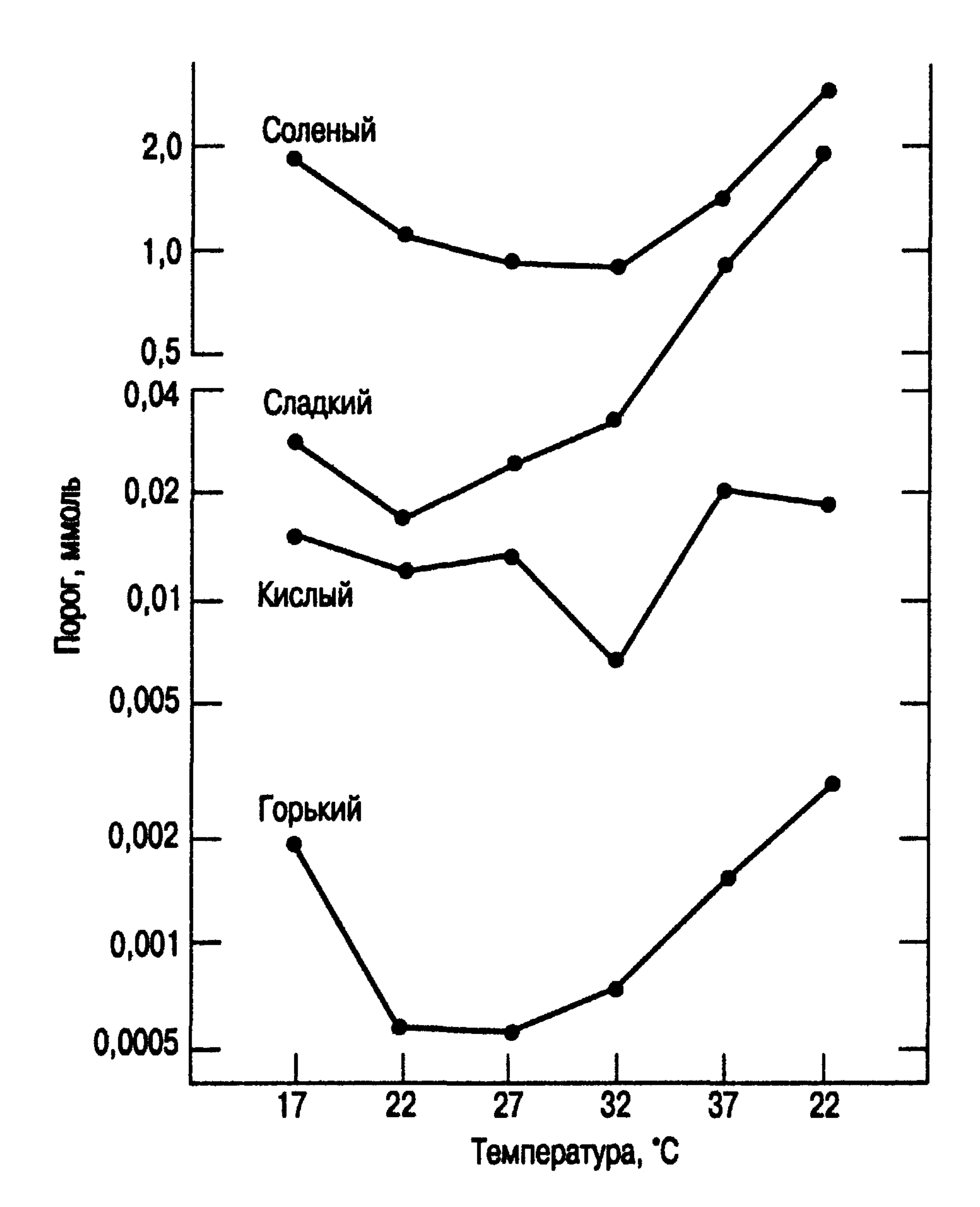


Рис. 17.5. Пороговые значения чувствительности к четырем первичным вкусам, определенные с помощью четырех разных веществ при шести разных температурах. (Соленый – хлорид натрия, сладкий – дульцин, кислый – соляная кислота, горький – сульфат хинина. Обратите внимание на то, что концентрация указанных веществ в стимульных растворах выражена в миллимолях, ммоль.) (*Источник*: McBurney et al., 1973)

вкусов, получены в интервале температур 22–32°С (72–90°F). Эти результаты подтверждают вывод Лолесса о том, что максимальная чувствительность к большинству из веществ наблюдается в определенном интервале температур: между комнатной температурой и температурой тела (Lawless, 1987). Все кривые в большей или меньшей степени U-образны, однако степень зависимости максимальной чувствительности от температуры для разных веществ разная. Соленая пища кажется более соленой, если она нагрета (или охлаждена) до 22–32°С. Аналогичным образом и сладкий напиток кажется слаще, если его охладить до 22°С. В общем же виде, конечно, одна из заповедей поваров звучит следующим образом: пища должна быть приготовлена так, чтобы при той температуре, при которой она будет подана, ее вкусовые качества были оптимальными.

Пороги вкусовой чувствительности и стимулируемый участок языка

Порог вкусовой чувствительности весьма существенно зависит от того, какой именно участок языка стимулируется. Несмотря на то что бóльшая часть поверхности языка чувствительна ко всем четырем первичным вкусам, чувствительность

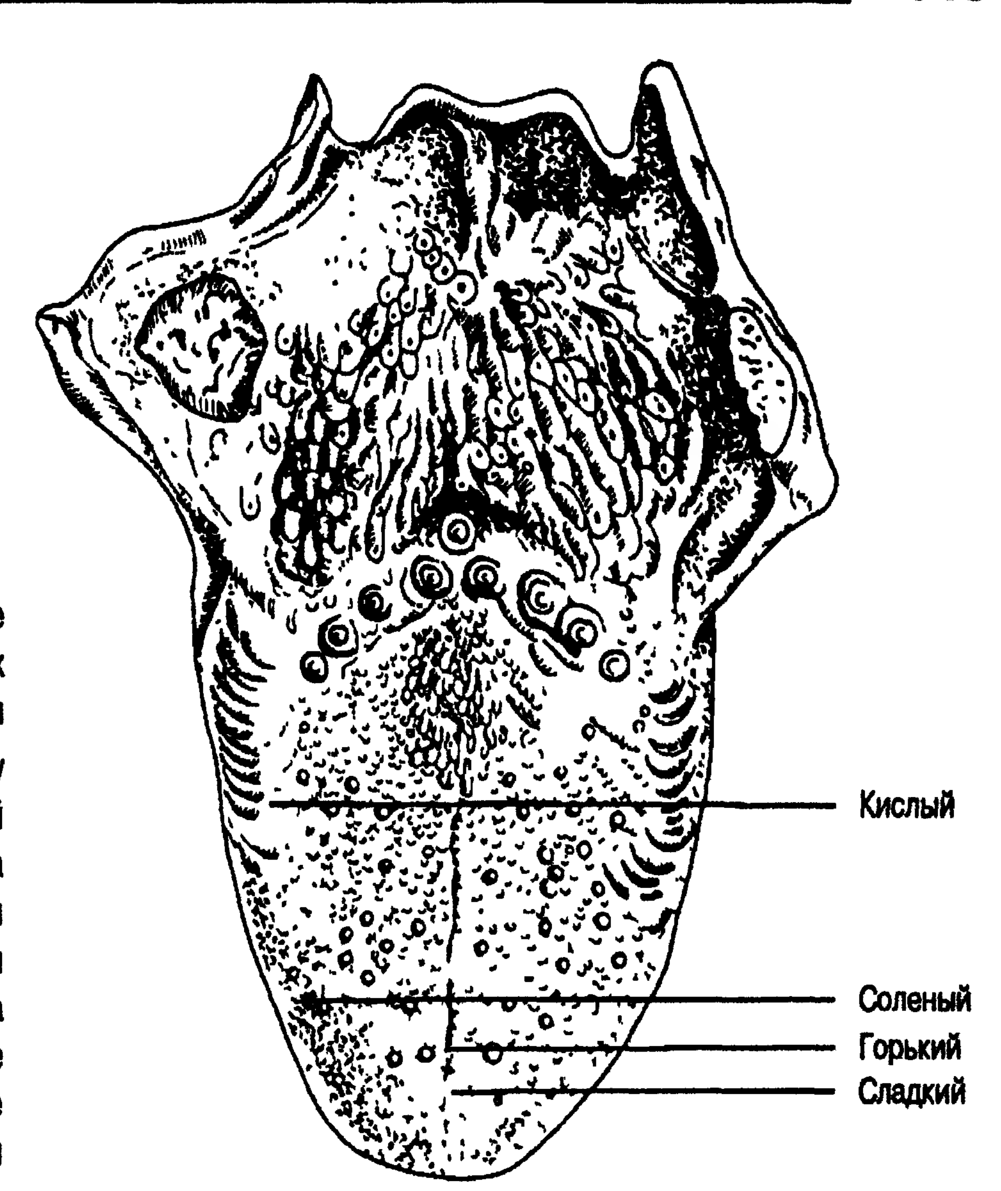


Рис. 17.6. Примерное местоположение участков, максимально чувствительных к четырем первичным вкусам

Наибольшей чувствительностью к горькому вкусу обладает мягкое нёбо – мышечный участок верхней стенки ротовой полости (на рисунке не показано). Однако обращаем ваше внимание на то, что соответствующая стимуляция едва ли не любого участка поверхности языка, имеющего вкусовые рецепторы, способна вызвать четыре первичных вкусовых ощущения

к ним разных участков различна. Рисунки 17.6 и 17.7 показывают, как изменяется чувствительность разных участков поверхности языка и мягкого нёба.

Наибольшей чувствительностью к сладкому вкусу обладает передняя поверхность языка, к кислому вкусу наиболее чувствительны задняя и боковые поверхности, к соленому вкусу — передняя и боковые поверхности, к горькому вкусу — мягкое нёбо (Collings, 1974). Обратите внимание на идентичную чувствительность разных участков поверхности языка к двум изученным горьким соединениям (рис. 17.7). Эта идентичность свидетельствует о том, что в основе восприятия стимуляции мочевиной и солянокислым хинином лежит один и тот же механизм.

Вкусовые пороги и генетика

Чувствительность к некоторым вкусовым стимулам в высшей степени индивидуальна, и пороговые значения у разных людей весьма существенно разнятся. К числу таких стимулов относятся два химических соединения — ванилин и фенилтиокарбамид (ФТК) или его синтетический аналог, известный под названием ПРОП (*PROP*). Особенный интерес представляют пороговые величины для ФТК, поскольку их распределение бимодально. Иными словами, индивидуумы либо исключительно чувствительны к его вкусу и он воспринимается ими как очень горький (их называют *«тестерами»*), либо совершенно нечувствительны к нему и он воспринимается ими как безвкусный (их называют *«нетестерами»*). Число индивидуумов, располагающихся между этими основными группами, очень невелико.

Чувствительность к ФТК (и к аналогичным ему соединениям, таким, например, как ПРОП) определяется наследственностью — одной-единственной парой генов.

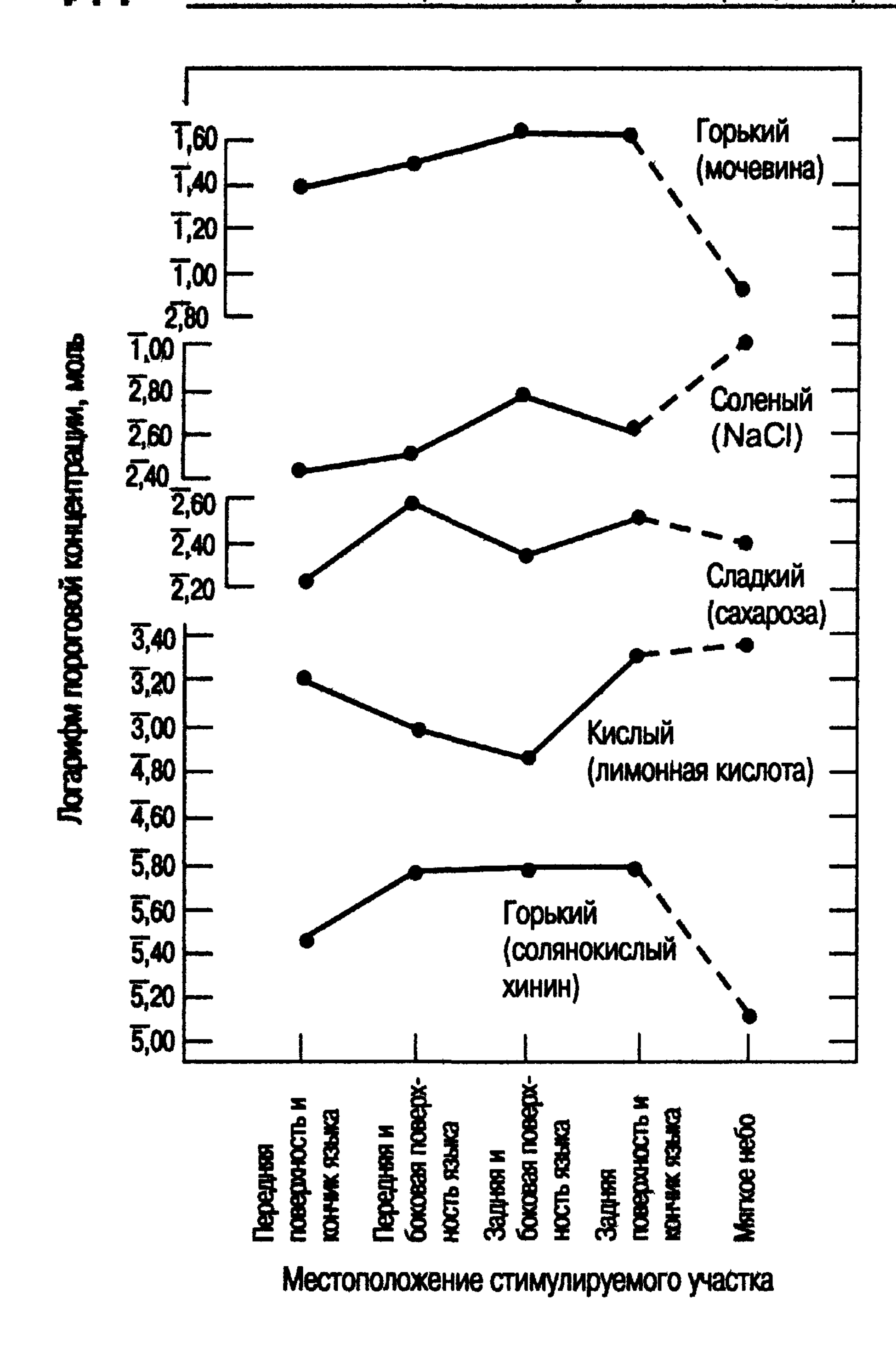


Рис. 17.7. Пороговые значения чувствительности четырех участков поверхности языка и мягкого неба к пяти различным вкусовым стимулам

Обратите внимание на идентичные паттерны реакций всех стимулированных участков на оба горьких вещества – хинин и мочевину. (Представленные на ординате логарифмы молярной концентрации стимульных растворов модифицированы таким образом, чтобы на одном графике можно было представить результаты всех измерений) (*Источник* V B Collings Human taste response as a function of locus of stimulation on the tongue and soft palate. *Perception & Psychophysics, 16,* 1974, p. 170)

«Тестеры» имеют один или оба доминантных гена, а «нетестеры» — пару рецессивных генов (Bartoshuk, 1988). Почти все африканцы и уроженцы Южной Америки принадлежат к группе «тестеров», а треть кавказцев и азиатов — к группе «нетестеров» ФТК, хотя в остальном их вкусовая чувствительность абсолютно нормальная. Подобная «вкусовая слепота» по отношению к ФТК может также распространяться и на другие химические вещества. Так, по данным Лолесса, «нетестеры» ФТК (или ПРОП) могут быть также и менее чувствительными к горькому вкусу кофеина и относительно концентрированных растворов сахарина (Lawless, 1987).

Примерно 25 % «тестеров» относятся к группе «*супертестеров*»: эти люди значительно более чувствительны к горькому вкусу ряда веществ, чем обычные «тестеры» и «нетестеры» ФТК или ПРОП (Bartoshuk et al., 1979; 1997; Drewnowski et al., 1997; Akella et al., 1997). Возможно, это связано с тем, что индивидуумы, признанные «супертестерами», имеют большее количество вкусовых почек (Reedy et al., 1993). Не исключено также, что ген, ответственный за повышенную чувствительность «супертестеров» к горьким веществам, — рудимент нашего эволюционного прошлого, тех далеких времен, когда чувствительность к горькой пище играла роль защитного механизма, благодаря которому наши предки избегали пищи, содержащей природные токсины.

Пороги вкусовой чувствительности и старение организма

С возрастом у большинства людей вкусовая чувствительность уменьшается. У пожилых людей пороги вкусовой чувствительности к аминокислотам (Schiffman et al., 1979), к синтетическим заменителям сахара (Schiffman, 1983), к солям (Grzegorczyk et al., 1979) и к МГН (моноглутамату натрия) (S. S. Schiffman et al., 1994) могут быть в среднем в 2–7 раз выше, чем у молодых (Schiffman, 1993; 1997). Кроме того, возраст влияет и на чувствительность к восприятию вкуса веществ, концентрация которых превышает пороговые значения (Murphy & Gilmore, 1989; Finkelstein & Schiffman, 1999). Тенденция к снижению вкусовой чувствительности (т. е. к возрастанию порога) становится заметной примерно к 60 годам (Schiffman, 1997). Но возрастание порога (и общее снижение вкусовой чувствительности) вовсе не обязательное следствие старения: некоторые люди и в преклонном возрасте сохраняют практически неизменную способность к восприятию вкусовых ощущений (Weiffenbach, 1991).

Из нашего короткого рассказа читатель, наверное, уже понял, насколько трудно измерить все параметры, влияющие на пороги вкусовой чувствительности, и насколько эти измерения ненадежны. Однако, несмотря на это, некоторые абсолютные пороги вкусовой чувствительности человека все же были определены (табл. 17.1).

Таблица 17.1

Абсолютные пороги вкусовой чувствительности к репрезентативным стимулам

Вещество	Среднее значение порога (молярность раствора)*
Кофеин	0,0007
Никотин	0,000019
Хининсульфат	0,000008
Лимонная кислота	0,0023
Уксусная кислота	0,0018
Соляная кислота	0,0009
Иодид натрия	0,028
Хлорид натрия	0,01
Фторид натрия	0,005
Глюкоза	0,08
Сахароза	0,01
Натриевая соль сахарина	0,000023

* Молярность раствора численно равна количеству грамм-молей вещества в 1 литре раствора (количество грамм-молей равно частному от деления количества растворенного вещества на его молекулярный вес).

Источник C Pfaffmann. The sense of taste. В кн. J. Field, H W Magoun and V E Hall (Eds) *Handbook of physiology* Vol 1 (Washington, D C, American Physiological Society, 1959) Tables 2 (p 514), 4 (p 517), 6 (p 519) and 8 (p 521)

По мнению Лолесса, проанализировавшего результаты определений абсолютных порогов, применительно к четырем первичным вкусам существует определенная тенденция (Lawless, 1987). Абсолютные пороги восприятия горьких веществ весьма низки, что отражает настоятельную потребность наших далеких предков в чувствительном химическом механизме, способном защитить их от употребления в пищу токсичных соединений естественного происхождения; более высокие пороги имеют кислые вещества (кислоты), за которыми следуют соли и углеводы (сахара). Однако такие исключения, как низкий порог чувствительности к сахарину (по сравнению с порогом для сахаров природного происхождения) и высокий порог для горького вещества, мочевины, лишают нас возможности говорить о том, что вкусовой чувствительности присущи какие-либо общие закономерности.

Аномалии вкусовой чувствительности и ее причины

Некоторые недуги, травмы, особенности рациона питания и лекарственные препараты способны весьма существенно повлиять на пороги вкусовой чувствительности и изменить вкусовые ощущения. К числу наиболее распространенных патологий и дисфункций системы восприятия вкуса относятся очень редко встречающаяся **агевзия, или агестия** (от греческого *geustos*, что значит «пробовать на вкус»), — потеря вкуса, или вкусового восприятия; **гипогевзия** — пониженная способность к восприятию вкуса; **гипергевзия** — повышенная вкусовая чувствительность, и **фантогевзия,** ощущение какого-то определенного вкуса — сладкого, кислого, соленого, металлического или иного неприятного вкуса в отсутствие реальной стимуляции полости рта.

«Фантомные» вкусовые ощущения могут быть весьма необычными. Роберт Хенкин, специалист по патологиям хемосенсорной системы, описал интересный случай фантогевзии у женщины, которая во время обычного бега или бега трусцой ощущала сильный металлический вкус, который обычно появлялся спустя примерно полчаса после начала забега (Henkin, 1993) Хотя причина этого явления так и не была установлена, ясно, что оно не было связано с физической нагрузкой как таковой, поскольку пациентка никогда не испытывала ничего подобного во время аналогичных по продолжительности и по интенсивности физических нагрузок (например, при игре в теннис или езде на велосипеде).

Возможно, наиболее распространенной патологией вкусовой чувствительности является **дисгевзия** — нарушение восприятия вкуса, при котором вещество с приятным вкусом кажется невкусным. По данным Лолесса, большинство страдающих этим недугом обычно жалуются на постоянный металлический или кислый вкус во рту, а также на ощущение жжения при отсутствии в полости рта веществ, способных вызвать подобные вкусовые ощущения (Lawless, 1987). Парадоксально, но у таких больных восприятие четырех первичных вкусов может быть совершенно нормальным.

Причинами подобных дисфункций хемосенсорной системы могут быть некоторые заболевания, в том числе вирусные и эндокринные, недостаточное внимание к гигиене полости рта, болезни десен, особенности рациона питания, прием определенных медикаментов, неблагоприятная экология и естественное старение

организма (обзор литературы на эту тему представлен в публикации Schiffman, 1997). К числу болезней, способных вызвать дисфункцию вкусового восприятия, относятся паралич Белла, рассеянный склероз, диабет, хроническая почечная недостаточность, СПИД, болезнь Альцгеймера, гепатит и цирроз печени. Некоторые больные, страдающие болезнями печени, тоже жалуются на связанные с ними специфические искажения вкусовых ощущений и неуемную тягу к еде (Deems et al., 1991).

Причиной дисфункции хеморецепторной системы может стать также нехватка в организме витаминов B_{12}, А, никотиновой кислоты, а также солей цинка, меди и никеля. К лекарственным препаратам, способным нарушить нормальное восприятие вкусовых ощущений, относятся анестетики, антигистаминные препараты, антибиотики и диуретики. Среди прочих возможных причин вкусовых аномалий следует назвать плохое питание, травмы головы, облучение области головы (при лечении рака) и влияние старения организма. Более подробно вопрос о причинах нарушения восприятия вкусовых ощущений изложен в специальной литературе (Getchell et al., 1991; Schiffman, 1983; 1993; Schiffman & Gatlin, 1993).

Адаптация

Продолжительная стимуляция языка одним и тем же раствором какого-либо вещества приводит к уменьшению чувствительности к этому веществу или к ее полной утрате. Это явление, характерное для хеморецепторной системы, а также присущее, как мы теперь уже знаем, и другим сенсорным системам, связано с **адаптацией**. Добиться полной адаптации к какому-либо вкусу можно только в лабораторных условиях, поскольку в реальной жизни движения языка и жевательные движения вызывают постоянное изменение характера стимуляции. Перемещаясь по поверхности языка, химические вещества стимулируют разные рецепторы вкуса в разные моменты времени, при этом постоянство стимуляции невозможно, а именно оно является непременным условием наступления полной вкусовой адаптации. Однако способность системы восприятия вкуса к адаптации бесспорна и доказывается на примере изолированного сосочка.

Время адаптации, т. е. время, необходимое для того, чтобы вещество, адаптация к которому изучается, перестало вызывать вкусовое ощущение, зависит в первую очередь от концентрации стимульного раствора (Szabo et al., 1997). Чем выше концентрация, тем больше времени требуется для наступления адаптации. Адаптация также зависит и от химической природы вещества.

Адаптация к какому-то определенному вкусу означает не только потерю способности ощущать его, но и возрастание порога чувствительности к нему. Во время адаптации абсолютный порог возрастает до тех пор, пока он не станет выше концентрации раствора, адаптацию к которому изучают. Следовательно, в этот момент можно говорить о наступлении полной адаптации и полном отсутствии вкусового ощущения. Стоит убрать «адаптирующий» раствор, как процесс адаптации сменяется обратным процессом и порог чувствительности опускается до своего первоначального значения.

Эффект адаптационного последействия

Вкусовая адаптация представляет собой динамический процесс, поскольку процесс адаптации вызывает взаимодействия различных вкусов и смещения вкусовых ощущений. Например, адаптация к некоторым химическим соединениям не только изменяет вкус других веществ, которые человек пробует непосредственно после ее наступления, но может привести и к тому, что человек начинает приписывать воде не свойственный ей вкус (Bartoshuk, 1968).

Это специфическое последствие адаптации было названо **эффектом адаптационного последействия**. Известно, что адаптация к некоторым химическим соединениям может впоследствии стать причиной возникновения всех четырех первичных вкусовых ощущений (McBurney & Shick, 1971). Адаптация к таким горьким веществам, как кофеин или хинин, может стать причиной того, что вода будет казаться сладкой (адаптация *делает возможным* такое вкусовое ощущение); после адаптации к сладким веществам (сахарозе, фруктозе и сахарину) вода кажется кислой и горькой, после адаптации к солям — кислой, сладкой и слегка горьковатой, а адаптация к кислому раствору (например, к раствору лимонной кислоты) приводит к тому, что вода приобретает сладкий вкус.

Из всех описанных выше кажущихся вкусовых ощущений, вызываемых чистой водой и являющихся результатом адаптации к разным химическим веществам, труднее всего «вызывать» ощущение соленого вкуса. Возможно, это связано с тем, что, как уже отмечалось выше, в состав слюны входит соль, вследствие чего полость рта в известной мере постоянно адаптирована к соленому вкусу. По данным МакБёрни и его соавтора, изучивших адаптацию к 27 соединениям и ее последствия, только после адаптации к мочевине, синтетическому веществу с кисловато-горьким вкусом, найденному также и в моче, чистая вода «приобретала» надежный горький вкус (McBurney & Schick, 1971).

Экспериментальное подтверждение

Эффект адаптационного последействия

Вы сами без труда можете убедиться в существовании эффекта адаптационного последействия, воспользовавшись для этого некоторыми из описанных выше соединений. (Впрочем, вы, наверное, нередко испытываете подобные ощущения, когда во время одной трапезы едите разные блюда.) В течение 30–40 с полощите рот холодным крепким черным кофе, содержащим кофеин. Выплюнув кофе, возьмите в рот глоток чистой воды. Она покажется вам слегка сладкой. Повторите процедуру еще раз, взяв вместо кофе концентрированный раствор сахара. После него чистая вода покажется вам слегка горьковатой или кисловатой.

Кроме того, если вкусовое ощущение, вызываемое водой после адаптации к раствору какого-то определенного химического соединения, аналогично вкусовому ощущению, вызываемому растворенным в ней веществом, вкусовое ощущение усиливается. Например, адаптация к горькому раствору (например, к раствору солянокислого хинина) приводит к тому, что чистая вода начинает казаться сладкой. Если после адаптации к горькому раствору предложить испытуемому не чистую воду, а разбавленный раствор сахарозы, он покажется ему более сладким, чем показался бы до адаптации (McBurney, 1969) Точно так же если язык испытуемого

адаптирован к сладкому веществу (после такой адаптации вода кажется кислой), то раствор кислого вещества покажется испытуемому более кислым, чем показался бы до адаптации.

Перекрестная адаптация

Различные по своей химической природе вещества, вызывающие одинаковые вкусовые ощущения, например сахароза и сахарин, способны вызвать *перекрестную адаптацию*. Феномен, называемый **перекрестной адаптацией**, заключается в том, что адаптация к одному веществу снижает чувствительность к другим веществам, имеющим аналогичный вкус. Например, адаптация человека к соленому вкусу поваренной соли снижает его чувствительность к другим солям, но никак не влияет на восприятие остальных первичных вкусов (Smith & McBurney, 1969). Есть и достаточно надежные доказательства перекрестной адаптации к кислому вкусу. Однако перекрестная адаптация к сладкому и горькому вкусу более сложна. Известно, что для одних горьких веществ перекрестная адаптация возможна, а для других — нет (McBurney, 1978; McBurney et al., 1972). Точно так же ведут себя и вещества со сладким вкусом: для некоторых перекрестная адаптация возможна, для других — исключена.

Снижение чувствительности к одному веществу в результате адаптации к другому, вызывающему аналогичное вкусовое ощущение (генерализация адаптации *внутри* одного вкусового ощущения), заставляет предположить существование общего нейронно-рецепторного механизма восприятия стимулов, являющихся источниками этих вкусовых ощущений. Так, возможно, что существуют разные рецепторные механизмы, каждый из которых сам по себе, независимо от других, кодирует и передает информацию о соленом и кислом вкусе, а информацию о сладком и горьком вкусе кодирует и передает не один, а несколько нейронно-рецепторных механизмов (Bartoshuk, 1988). Иными словами, не исключено, что вещества, имеющие как сладкий, так и горький вкус, могут принадлежать к разным классам химических соединений и иметь разную структуру. Подобное предположение не лишено основания, поскольку вещества, имеющие питательную ценность и, как правило, сладкий вкус, и горькие токсичные вещества получают из огромного числа абсолютно разных природных источников.

Взаимодействие вкусовых стимулов

До сих пор наше внимание было сосредоточено преимущественно на единичных вкусовых ощущениях, вызываемых каким-либо одним конкретным веществом, и на вкусовых ощущениях, связанных с адаптацией к каким-либо стимулам и определяемых свойствами последних. Однако в реальной жизни вкусовые ощущения являются следствием одновременной стимуляции несколькими веществами, определенным образом взаимодействующими друг с другом. То обстоятельство, что вкусовые ощущения влияют и накладываются друг на друга, лишает нас возможности прогнозировать конечный результат одновременной стимуляции несколькими источниками вкусовых ощущений. Одновременное воздействие растворов двух химических соединений, вызывающих разные вкусовые ощущения, — слож-

ное психофизиологическое явление. Растворы воздействуют на хеморецепторную систему не изолированно друг от друга: в зависимости от природы растворенных веществ они либо взаимно подавляют вкусовые ощущения, либо усиливают их.

Основное правило, касающееся вкусовых ощущений, вызываемых смесями, заключается в следующем: смесь не может вызвать нового вкусового ощущения, она способна вызвать только те вкусовые ощущения, которые вызывают образующие ее компоненты. Так, смесь поваренной соли (она имеет соленый вкус) и хинина (он горький) имеет не кислый и не сладкий, а горько-соленый вкус.

Доказано, что различные вкусовые ощущения способны подавлять друг друга. Однако если два вещества, образующих смесь, имеют достаточно ярко выраженные вкусовые качества, они не могут в такой степени «нейтрализовать» друг друга, чтобы получилась *безвкусная* смесь. Кроме того, когда при смешении компоненты сохраняют присущие им индивидуальные вкусовые качества, вызываемое ими вкусовое ощущение нередко воспринимается как менее сильное, чем в тех случаях, когда они выступают в качестве самостоятельных стимулов. Например, раствор, содержащий 0,3 моля сахарозы (сладкого вещества) и 0,0001 моля хинина (горького вещества) воспринимается как менее сладкий, чем раствор, содержащий *только* 0,3 моля сахарозы и совсем не содержащий хинина, и как менее горький, чем раствор, в котором нет ничего, кроме 0,0001 моля хинина (Lawless, 1986).

Модификаторы вкуса

Примером взаимного влияния вкусовых ощущений является воздействие, оказываемое на четыре первичных вкуса некоторыми лекарственными препаратами и химическими соединениями, т. е. способность последних подавлять одни вкусовые ощущения и усиливать другие. Одним из таких веществ, придающих пище более приятный вкус, является **моноглутамат натрия (МГН)**, практически лишенная запаха соль глутаминовой кислоты. Вот уже более 2000 лет МГН используется народами Азии в качестве приправы, и в настоящее время он производится промышленностью и продается под разными торговыми названиями, одним из которых является *Accent*. МГН обнаружен в таких продуктах питания растительного происхождения, как грибы и томаты, а также в сыре и в мясе разных животных. Механизм действия МГН не вполне ясен, но он каким-то образом модифицирует и усиливает вкусовые качества пищи, благодаря чему и выступает в роли стимулятора вкуса.

Сам по себе МГН имеет солоноватый вкус и в больших концентрациях обладает способностью усиливать вкус сладкой и соленой пищи (Mosel & Kantrowitz, 1952). Выше, говоря о первичных вкусовых ощущениях, мы уже упоминали об особом статусе МГН, который является не только модификатором вкуса, но и признается некоторыми народами в соответствии с их культурными традициями источником одного из первичных вкусовых ощущений — *умами*, или пикантного вкуса. Трудно описать словами особый вкус, придаваемый пище МГН (Chaudhari et al., 1966), однако применительно к нему наиболее часто звучат такие эпитеты, как «насыщенный», «солоновато-пикантный» или «мясной».

Доказано, что органические кислоты, выделенные из листьев произрастающего в Индии растения *Gymnema sylvestre*, способны подавлять сладкий вкус, но ни-

как не влияют на восприятие соленых, кислых или горьких веществ. Стоит только пожевать листья этого растения — и сахар кажется таким же безвкусным, как речной песок.

Другим химическим соединением, способным изменять вкусовые ощущения, является *миракулин* — вещество, содержащееся в плодах фруктового дерева *Synsepalym dulcificum,* или *Richardella dulcifica,* произрастающего в тропических лесах Западной Африки. Спелые плоды этого дерева, так называемые «волшебные фрукты», имеют красный цвет, форму оливки и длину от 1 до 2 см. Сами по себе они безвкусны, однако стоит в течение 3 минут подержать на языке их мякоть, нанесенную тонким слоем, как потом в течение нескольких часов любое кислое вещество будет казаться сладким. Каким-то образом миракулин превращает кислый вкус в сладкий, однако он не оказывает никакого влияния на восприятие горьких, соленых или сладких веществ (Henning et al., 1969).

МГН, органические кислоты, присутствующие в листьях *Gymnema sylvestre,* и миракулин модифицируют соответственно сладкий и кислый вкус. Химические вещества, содержащиеся в артишоке (*Cynara scolumus*), действует по-другому: некоторым людям после стимуляции языка экстрактом артишока чистая вода кажется сладкой (Bartoshuk et al., 1972). Не исключено, что подобная реакция имеет генетическую основу. Чувствительным индивидуумам после стимуляции экстрактом, извлеченным из одной четверти сердцевины артишока, чистая вода кажется такой же сладкой, как раствор сахарозы, приготовленный из расчета 2 чайные ложки вещества на 6 унций воды, и этот эффект может сохраняться в течение более 4 минут. Артишок называют овощем, « память о котором остается и после того, как его съедают».

Одним из наиболее распространенных модификаторов вкуса является *лаурилсульфат натрия* — химический компонент многих зубных паст, влияющий на восприятие вкуса апельсинового сока, выпитого сразу после чистки зубов. Установлено, что стимуляция языка лаурилсульфатом натрия не влияет на восприятие кислого вкуса лимонной кислоты, обычно присутствующей в апельсиновом соке, но усиливает горький вкус сока и подавляет его сладкий вкус (Schiffman, 1983). Модифицирующее действие лаурилсульфата натрия объясняет, почему апельсиновый сок, выпитый сразу после чистки зубов, кажется не очень приятным на вкус.

Заменители сахара

Широкое распространение заменителей сахара заставляет нас уделить им особое внимание.

Сахарин. Наиболее распространенным заменителем сахара является не усваиваемый организмом *сахарин.* Впервые он был синтезирован в конце XIX в. из толуола — ароматического соединения, содержащегося в каменноугольной смоле. Сахарин представляет собой абсолютно лишенное калорийности, растворимое в воде белое кристаллическое вещество без цвета и запаха. Он стабилен в широком интервале температур, благодаря чему широко используется в кулинарии вместо сахара. (Однако, как уже отмечалось выше, многие люди воспринимают концентрированные растворы сахарина скорее как горькие, а не сладкие.) Хотя существует мнение, что постоянное использование сахарина вредно для здоровья (это мне-

ние основано на том, что крысы, которых поили концентрированными растворами сахарина, болели раком мочевого пузыря чаще, чем животные из контрольной группы), в большинстве стран его применение не запрещено.

Аспартам — производное двух незаменимых аминокислот — аспарагиновой и фенилаланина, синтезирован сравнительно недавно, в 1965 г. Он широко распространен, весьма доступен (голубые пакетики с аспартамом знакомы многим) и известен под торговыми названиями *NutraSweet* и *Equal*. В отличие от сахарина аспартам нестабилен и разлагается при нагревании, вследствие чего и не используется в кулинарии. Однако это прекрасный низкокалорийный заменитель сахара в содержащих кислоты напитках и используется в производстве диетических лимонадов. Интересно отметить, что человеческий организм переваривает и усваивает аспартам так же, как аминокислоты. По своей калорийности 1 г аспартама эквивалентен 1 г сахарозы (известного нам всем тростникового сахара), но он в 200 раз слаще. А поскольку для придания пище сладкого вкуса нужно совсем немного сахара или его заменителя, аспартам был признан низкокалорийным продуктом питания (Mazur, 1977).

Помимо сахарина и аспартама есть и другие заменители сахара, некоторые из них уже широко используются, а другие проходят испытания и ждут разрешения быть представленными заинтересованной публике. Недавно появившийся заменитель сахара *сукралоза* (*sucralose*) получен из сахара, но примерно в 600 раз слаще его, и совершенно не усваивается организмом. Поскольку сукралоза значительно стабильнее аспартама, ее можно использовать для приготовления различных блюд при высокой температуре. Кроме того, как диетические продукты продаются низкокалорийные заменители сахара (хотя они и не прошли полной проверки), полученные из различных растений, в том числе и лекарственных. Один из них, *стевия* (*stevia*), получен из листьев кустарника, родина которого — Южная Америка, но который сейчас выращивают и в Китае. Поскольку стевия в 300 раз слаще сахара, она обычно используется в таких ничтожных количествах, что ее можно считать практически бескалорийным продуктом. Учитывая и пристрастие большинства людей к сладкому, и их заботу об уменьшении калорийности потребляемой пищи, резонно предположить, что исследования в области синтеза новых искусственных заменителей сахара будут продолжены.

Вкусовые предпочтения различных биологических видов

Рассказывая о вкусовых ощущениях, мы сосредоточили основное внимание на их восприятии человеком. Однако восприятие вкуса низшими животными имеет свои особенности. В большинстве случаев вкусовые стимулы одновременно вызывают у животных и определенную поведенческую реакцию, заставляя их либо приближаться к ним, либо избегать их. В то время как для человека роль привлекательных стимулов играют сладкие и соленые растворы, а горькие (и некоторые кислые) стимулы вызывают реакцию избегания, другие биологические виды демонстрируют иные вкусовые предпочтения.

Не все животные одинаково реагируют на раствор одного и того же химического соединения. Как правило, цыплята и кошки равнодушны к сладкой пище, которую с готовностью поедает большинство представителей фауны (Kare & Ficken, 1963; Zotterman, 1961). Отношение к соли у животных тоже разное. Если крысы, кошки, зайцы и овцы демонстрируют совершенно очевидное пристрастие к ней (Denton, 1982), хомяки относятся к ней с отвращением (Carpenter, 1956; Wong & Jones, 1978).

Что касается эволюции рецепторов вкуса, то в ней трудно проследить определенную закономерность. Разные биологические виды отличаются друг от друга типом и количеством вкусовых почек, а также их местоположением. В табл. 17.2 представлены среднестатистические данные, характеризующие количество вкусовых почек у некоторых животных. Однако нет очевидной связи между количеством вкусовых почек и восприятием животным вкусовых ощущений. Животные, обладающие бóльшим количеством вкусовых почек, не более чувствительны к вкусовой стимуляции, чем животные с меньшим количеством вкусовых почек, а вкусовые ощущения первых не более разнообразны, чем вкусовые ощущения последних

Таблица 17.2

Среднее количество вкусовых почек у представителей разных биологических видов

Змея	0
Цыпленок	24
Утка	200
Котенок	473
Летучая мышь	800
Человек	9000
Свинья и козел	15 000
Заяц	17 000
Полосатая (обыкновенная) зубатка	175 000

Литература о вкусовых предпочтениях животных неоднозначна, нередко сомнительна, а порой и противоречива. Однако вкусовые предпочтения животных определяются многими причинами физиологического характера (питательной ценностью пищи и способностью организма переваривать и усваивать ее); они также могут быть результатом адаптации данного биологического вида к условиям среды обитания и к тем требованиям, которые эти условия предъявляют. Не подлежит сомнению, что каждый биологический вид имеет свои собственные вкусовые предпочтения, а вкусовые системы всех биологических видов адаптированы к уникальным требованиям их обмена веществ.

Вкусовые предпочтения и селективная депривация

Компенсаторные вкусовые предпочтения, *или повышенная тяга к какой либо конкретной пище,* нередко являются следствием особенностей диеты или физиологической потребности организма. Опыты на крысах свидетельствуют о том, что уда-

ление надпочечника, следствием чего становится дефицит соли в организме или практически бессолевая диета, впоследствии вызывает у них неудержимую тягу к поваренной соли (Nachman, 1962; Richter, 1939, 1942). Крысы лишенные на какое-то временя соли, едят пищу с любым содержанием соли, даже ту, в которой соли меньше, чем требуется для нормального пищеварения (Pfaffmann, 1963; Wolf, 1969). Аналогичное компенсаторное предпочтение соленой пищи свойственно после бессолевой диеты и таким жвачным животным, как овцы и козлы (Bell, 1963), и человеку. Люди, запас соли в организме которых истощился вследствие комбинации бессолевой диеты и приема диуретиков (препаратов, обладающих мочегонным действием), потребляют большое количество соли (Beauchamp et al., 1990). Аналогично ведут себя и крысы, в организме которых после определенного режима кормления наступает дефицит важного витамина — триамина: они отдают явное предпочтение содержащей его пище (Rodgers & Rosin, 1966; Zahorik & Mfier, 1969). Поваренная соль и триамин — не единственные вещества, способные (при уменьшении их содержания в организме ниже физиологической нормы) вызвать повышенную тягу к содержащей их пище. Аналогичную реакцию вызывает и нарушение баланса кальция, калия и сахара (Schiffman, 1983).

Возможно, наиболее неприятна для многих людей с лишним весом периодически возникающая (преимущественно во второй половине дня и поздно вечером) непреодолимая потребность в жирной пище. Разумеется, жиры — необходимый продукт питания, но наша тяга к ним значительно превышает потребность организма. Не исключено, что причиной этого является отсутствие эффективного физиологического механизма, регулирующего усвоение жирной пищи (Drewnowski, 1997). Воистину наша тяга к жирному — возможно, это «биологическое наследство», доставшееся нам от наших далеких предков, — не соответствует современным реалиям и представлениям о рациональном питании.

Итак, дефицит, явившийся следствием пищевой депривации, может усилить роль вкуса в отборе продуктов питания (Jacobs, 1967). Очень хочется думать, что наши вкусовые механизмы способны устранять недостатки рациона питания, вызывая тягу к определенным продуктам и их повышенное потребление.

Происхождение вкусовых предпочтений

Большинство животных предпочитают сладкие и, возможно, соленые растворы, а горькие растворы вызывают у них отвращение. Это позволяет предположить существование функциональной связи между вкусовым предпочтением, съедобными вещами и ядами. Более того, определенные вкусовые предпочтения многих животных возникли настолько давно, что вполне резонно предположить наличие у этих предпочтений биологической основы. В пользу такой точки зрения свидетельствует то, что функциональный механизм вкуса появляется на ранней стадии развития. Более того, рецепторы вкуса подвергаются естественной стимуляции как околоплодной жидкостью и слюной, содержащейся во рту плода, так и молоком, которое сосет новорожденный и которое состоит преимущественно из сахара и жира (Mistretta, 1991). Следовательно, поскольку вкусовая система большинства новорожденных млекопитающих быстро развивается и изменяется в течение первых

недель их жизни, можно предположить, что способность воспринимать вкусовые ощущения дается им при рождении.

Складывается такое впечатление, что с функционирующей системой восприятия вкуса, по крайней мере сладкого вкуса, рождаются крысы (Jacobs, 1964), свиньи (Houpt & Houpt, 1977), овцы (Hill, 1987) и, возможно, люди. Например, новорожденный младенец в возрасте 1–3 дней способен отличить сладкий раствор от чистой воды и отдает явное предпочтение первому (Desor et al., 1977; Beauchamp & Moran, 1982). Новорожденные младенцы также демонстрируют врожденное отвращение к горьким и кислым веществам (Crook, 1978). Интересно отметить, что примерно до 4-месячного возраста младенцы совершенно равнодушны к соленым растворам, однако после этого возраста начинают отдавать им явное предпочтение (Beauchamp et al., 1986, 1990, 1991).

Культурные традиции и вкусовые предпочтения

В какой мере вкусовые предпочтения взрослого человека зависят от тех культурных влияний, которые он испытывал в детстве? Интересны результаты изучения влияния культурных традиций на вкусовые предпочтения детей, принадлежащих к разным культурам (Jerome, 1977). Автор сравнил отношение к сладкой пище детей, начавших получать сладкое вскоре после рождения, и детей, выросших на относительно несладкой пище. Раннее приобщение к сладкому не сыграло никакой роли в формировании предпочтительного отношения к сладкой пище. Дети, выросшие практически без сладкого, продемонстрировали традиционное предпочтение сладких блюд сразу же после того, как были приобщены к ним. Следовательно, предпочтение сладкого вкуса не является результатом научения.

Представляется вполне очевидным, что в формировании вкусовых предпочтений людей играют роль как генетические, так и средовые факторы. Многие специфические соусы, специи и приправы имеют этническое происхождение, и их использование обусловлено культурными традициями. Иными словами, в нас культивируется «вкус» к определенным блюдам или мы приобретаем его сами. Кто рискнет попробовать «продукт микробного разложения подвергнутого коагуляции секрета модифицированной кожной железы коровы»? (Matthews & Knight, 1963, p. 205). Тот, кто хоть однажды пробовал сыр.

Представители одних культур и этнических групп употребляют в пищу то, что другие считают несъедобным. В то время как мало кто из жителей Северной Америки польстится на мозги, насекомых, щупальца осьминога, змей, личинки, глазные яблоки, рубец и коровью, а также кошачью или собачью кровь, некоторые их любимые кушанья, например ореховое масло, кетчуп, сердцевина кукурузного початка и лимонад, содержащий экстракты из корней разных растений, в большинстве стран, включая страны Европы, Азии и Африки, считаются несъедобными.

Понятно, что привычка к таким горьким растворам, как алкогольные напитки, кофе и чай, приобретается в процессе научения, на практике. Не исключено, что гастрономические вкусы взрослого человека отчасти определяются тем, что он ел в критический период своего формирования. Однако от чего бы ни зависели наши пристрастия в еде, ясно, что у разных людей они разные. Латинская поговорка утверждает: *De gustibus non est disputandum*, т. е. «о вкусах не спорят».

Обусловленное вкусовое отвращение

Индивидуумы способны испытывать не только особое пристрастие к какому-либо определенному вкусу или веществу, но и столь же сильное отвращение, если хотя бы однажды попробовали его при исключительно неблагоприятных обстоятельствах. По данным Гарсиа и его коллег, крысы, выпившие раствор сахара, содержавший яд, который вызвал у них рвоту, в дальнейшем отказывались пить сладкий раствор или избегали его (Garcia et al., 1974; Gustavson & Garcia, 1974; Nicolaus et al., 1983). Следовательно, вкусовое ощущение, ассоциирующееся с тошнотой и рвотой, обусловливает бессознательное, почти рефлекторное отвращение к данному вкусу — в высшей степени адаптивную реакцию, называемую **обусловленным вкусовым отвращением.**

Способность животных устанавливать и запоминать связь между вкусом пищи и последующей тошнотой объясняет «боязнь приманки», иногда наблюдаемую у животных, рост популяции которых приходится контролировать с помощью ядов. Так, дикие крысы, съевшие корм, содержавший не смертельную, но достаточную для того, чтобы вызвать рвоту, дозу яда, в будущем станут избегать любой пищи, вкус которой напоминает вкус данного конкретного яда. Чтобы этого не произошло, необходимо каждый раз использовать новый яд с новым вкусом.

Мы вправе рассматривать появление обусловленного отвращения к определенному вкусу как пример того, каким образом наша сенсорная система восприятия вкуса исполняет роль адаптивного «дегустатора» окружающих нас химических веществ. Кардинальное изменение вкусовых предпочтений вследствие возникновения ассоциации между вкусом и болезнью, безусловно, можно рассматривать как возникший в ходе эволюции защитный механизм, предназначенный для того, чтобы потенциально вредное, токсичное вещество не было бы попробовано вторично.

В реальной жизни возникновение условно-рефлекторного отвращения к определенному вкусу у человека может иметь серьезные нежелательные последствия. Раковые больные, проходящие курсы рентгено- или химиотерапии, которые могут вызывать сильную тошноту и рвоту, нередко приобретают отвращение к той пище, которая была съедена непосредственно перед процедурой либо вскоре после нее (Bernstein, 1978, 1991; Bernstein & Webster, 1980). Если такое отношение возникает к пище, имеющей высокую питательную ценность, его последствием может стать чрезмерная потеря веса и даже дистрофия. Чтобы этого не произошло, можно посоветовать таким больным ничего не есть в течение нескольких часов до процедуры или после нее. Это разумный совет: даже вкусные, питательные блюда не следует есть непосредственно перед или сразу после процедуры, поскольку отвращение может возникнуть к любой пище, даже к самой любимой (Schiffman, 1983).

Завершая главу, мы рассмотрим сенсорные характеристики различных блюд, способные усилить тягу к ним, — то, что принято называть достаточно емким словом «букет» (*flavor*).

Вкусовые предпочтения и букет

Наслаждается ли человек едой, доставляет она ему удовольствие или нет, зависит не только от вызываемых ею вкусовых ощущений. То или иное кушанье становится привлекательным для человека благодаря сочетанию производимых им сенсор-

ных впечатлений, которое называется **букетом**. Букет создают такие свойства еды, как консистенция, аромат, температура, цвет и даже звук, возникающий, когда жуют или откусывают кусок (Edminster & Vickers, 1985; Vickers, 1987). В создании «букета» может участвовать даже ощущение легкого пощипывания полости рта и носа, что и происходит при употреблении специй и газированных напитков. Все эти факторы наряду с привычками человека к той или иной кухне, а также его состояние, т. е. голоден он или сыт, и определяют его оценку вкусовых качеств того, что он ест, и эмоциональное восприятие еды. Шиффман обратил внимание на роль консистенции блюд в создании их букета и привел следующий перечень эпитетов, используемых для характеристики консистенции пищи:

> ...твердая, мягкая, рассыпчатая, хрустящая, жесткая, ломкая, вязкая, клейкая, липкая, густая, жидкая, маслянистая, воздушная, похожая на мел, волокнистая, слоистая, зернистая, гранулированная, рассыпчатая, комковатая, похожая на пудру, протертая (пюреобразная), рассыпчатая, волокнистая, сметанообразная, пастообразная, эластичная, плохо пропеченная (о тесте или о хлебе), сочная, легкая (воздушная), пористая, тягучая, как резина, скользкая (желеобразная), однородная, пористая (впитывающая все, как губка), сырая (пропитанная жидкостью), упругая (Schiffman, 1986, р. 44Р).

Мы исходим из того, что основное предназначение сенсорной системы восприятия вкуса заключается в том, чтобы регулировать потребление полезных продуктов питания и не допустить потребления токсинов. Хотя подобное предположение и может быть верным по отношению к диким животным, у человека система восприятия вкуса призвана играть несколько иную биологическую роль. Следует прислушаться к весьма уместному предостережению Гласса:

> Складывается такое впечатление, что человек, самое одомашненное млекопитающее, вновь вынужден выбирать путь дальнейшей эволюции системы регулирования питания. Чувство насыщения более не является надежным защитником от переедания, а голод — надежным защитником от неполноценного рациона. Человек создал для себя слишком много продуктов питания, не встречающихся в природе, и слишком много продуктов питания естественного происхождения взывают к его аппетиту; их потребление в больших количествах вредно и приводит к нарушению обмена веществ в организме. Даже молоко и молочные продукты в качестве пищи для взрослых людей вызывают серьезные подозрения. В том, что касается диеты, человек, несмотря на весь свой культурный консерватизм в вопросах питания, слишком адаптивен, чтобы безопасно, исходя из «букета» и собственного влечения к той или иной пище, выбирать себе правильный рацион питания (Glass, 1967, р. vi).

Выводы

Эта и следующая главы посвящены хеморецепции — сенсорным механизмам восприятия вкуса и запаха. Вместе вкус и запах способны функционировать как единая система поиска и отбора пищи. В этой главе основное внимание было уделено восприятию вкусовых ощущений. Человек воспринимает четыре первичных вкуса: соленый, кислый, сладкий и горький. Какие именно химические свойства веществ сообщают им тот или иной вкус, нам пока что неизвестно.

Рецепторы вкуса — вкусовые клетки, почки, сосочки и вкусовые нервные волокна — активируются растворимыми веществами, которые переходят в раствор под воздействием слюны. Изучение нейронной активности отдельных вкусовых клеток показало, что они относительно неспецифичны. Потенциалы действия возникают в единичной вкусовой клетке под воздействием большого числа различных стимулов. Столь же неспецифичны и вкусовые нервные волокна.

Неспецифичность вкусовых нервных волокон явилась основанием для предположения об афферентном кодировании стимуляции рецепторов вкуса. По мнению Пфаффмана, вкусовое ощущение есть результат активности целого ряда нервных волокон. Справедливость этого предположения подтверждается тем, что индивидуальные вкусовые нервные волокна активируются более чем одним вкусовым стимулом, однако паттерны возникающих при этом нервных импульсов различны Поскольку каждое нервное волокно имеет свой собственный профиль возникновения потенциалов действия, можно предположить, что вкусовое ощущение все же является результатом паттерна нервных импульсов, перекрестно возникающих в ряде волокон, а не результатом кодирования информации одним волокном или несколькими волокнами.

Альтернативная точка зрения заключается в том, что вкусовым волокнам присуща некоторая избирательность, выражающаяся в том, что они проявляют наибольшую активность по отношению к одному из химических стимулов, вызывающих первичные вкусовые ощущения. Результаты изучения нейронной активности единичных нервных волокон свидетельствуют о том, что, как правило, наиболее активными стимулами для них являются химические соединения, принадлежащие к одному определенному классу. Этот класс химических соединений получил название лучшего стимула данного волокна. Получены также и доказательства существования четырех основных групп нервных волокон, каждая из которых «ответственна» за восприятие одного из первичных вкусов Нервные волокна каждой из этих групп специфичны; они имеют определенные «метки», или «помечены», исходя из того, какой именно из стимулов, вызывающих первичные вкусовые ощущения, активирует их в наибольшей степени Выявить «метку» нервных волокон, «пометить» их, — значит определить на основании вкусового ощущения те химические соединения, которые являются для этих волокон лучшим стимулом.

Затем мы рассмотрели вопрос о порогах вкусовой чувствительности Мы отметили, что пороговые значения вкусовой чувствительности зависят от характера вкусового ощущения и что на них также оказывают влияние такие факторы, как концентрация стимульного вещества, особенности стимулируемого участка поверхности языка, природа химических стимулов, воздействовавших на полость рта или на язык до определения порога чувствительности, температура стимульного раствора, а также возраст и наследственность испытуемого. Самые низкие пороги чувствительности для большинства веществ, имеющих определенный вкус, лежат в интервале температур от 22 до 32 °C (примерно от 72 до 90 °F). Не все участки поверхности языка одинаково чувствительны к стимуляции всеми химическими веществами. Максимальной чувствительностью к горькому вкусу обладают передняя поверхность языка и мягкое нёбо, к сладкому вкусу — передняя поверхность, к кис-

лому вкусу — боковые поверхности, к соленому вкусу одинаково чувствительна практически вся поверхность языка, но наиболее чувствительны передняя и боковые поверхности. На основании этих различий в чувствительности нельзя сделать вывод о специфичности вкусовых почек или сосочков (групп вкусовых почек) соответствующих участков поверхности языка.

Далее был рассмотрен вопрос об адаптации к вкусовым ощущениям (о появлении относительной нечувствительности к ним) при продолжительном воздействии на язык одного и того же раствора. Адаптация зависит от многих факторов, среди которых наибольшее значение имеет концентрация стимульного раствора. Более того, адаптация к одному какому-нибудь вкусу влияет на восприятие вкуса некоторых других растворов, если их пробуют непосредственно после наступления адаптации. Адаптация способна также повлиять на восприятие вкуса чистой воды, т. е. наблюдается эффект, названный эффектом адаптационного последействия. Например, адаптация к кофеину (к горькому вкусу) приводит к тому, что чистая вода кажется сладкой. Пороги чувствительности к некоторым соединениям у разных людей весьма существенно различаются. В частности, не исключено, что чувствительность к фенилтиокарбамиду и к некоторым концентрациям сахарина, характерная для ряда индивидуумов, имеет генетическую основу.

Мы рассказали также о некоторых аномалиях восприятия вкуса и отметили, что они возникают по разным причинам, к числу которых наряду с другими принадлежат некоторые заболевания, несбалансированное питание, лекарственные препараты, травма головы и общие возрастные изменения организма. Мы описали некоторые модификаторы вкуса: МГН, органические кислоты, содержащиеся в листьях произрастающего в Индии растения *Gymnema sylvestre* и подавляющие сладкий вкус, а также так называемый «волшебный фрукт», усиливающий сладкий вкус, и некоторые химические соединения, селективно влияющие на вкусовые ощущения. Завершая обсуждение вопроса о модификаторах вкуса, мы упомянули о том, что некоторым людям после стимуляции языка вытяжкой из артишока чистая вода кажется сладкой.

В последнем разделе главы мы рассмотрели вопрос о вкусовых предпочтениях и их происхождении. Вкусовые предпочтения различных биологических видов различны и адаптированы к их потребностям в определенной пище и особенностям обмена веществ.

Несмотря на то что особая тяга к определенной пище может быть результатом несбалансированного рациона питания, предпочтение, оказываемое большинством видов сладкой пище, имеет, судя по всему, биологическую основу. Мы также рассказали и об обусловленном вкусовом отвращении, т. е. о возникновении стойкого отвращения к определенной пище, которая однажды вызвала у человека или у животного тошноту и рвоту и в дальнейшем стала ассоциироваться с этим неприятным состоянием.

Ясно, что гастрономические пристрастия людей зависят преимущественно от привычки и культурных традиций среды, в которой они выросли, и букетом того или иного блюда — комбинацией сенсорных ощущений, определяемых его консистенцией, ароматом, температурой и особенностями фактуры.

Ключевые слова

Агевзия
Адаптация
Афферентное кодирование
«Букет»
Вкусовая почка
Гипергевзия
Гипогевзия
Дисгевзия
Лучший стимул
Межволоконный паттерн нейронного импульса
Метка (меченое вкусовое нервное волокно)
Моноглутамат натрия — МГН
Обусловленное вкусовое отвращение
Первичные вкусовые ощущения
Перекрестная адаптация
Сосочки (вкусовые)
Умами (восхитительный, или пикантный, вкус)
Фантогевзия
Фенилтиокарбамид
Эффект адаптационного последействия

Вопросы для проверки усвоения материала

1. Сравните вкусовые и обонятельные ощущения, вызванные химическим составом стимула. В чем заключается основная разница между эффективными стимулами, вызывающими вкусовые и обонятельные ощущения? В какой мере системы восприятия вкуса и запахов дублируют и дополняют друг друга?
2. Перечислите первичные вкусовые ощущения и укажите, какая связь существует между ними и химическим составом типичных стимулов, вызывающих эти ощущения. В чем заключается функциональность способности воспринимать горький, сладкий, кислый и соленый вкус?
3. Как вкусовое ощущение зависит от концентрации вещества, являющегося вкусовым стимулом?
4. Перечислите основные рецепторы восприятия вкусовых ощущений Какова продолжительность жизни вкусовых клеток и в чем их уникальность?
5. Какие выводы относительно специфичности вкусовых рецепторов могут быть сделаны на основании их нейронной активности по отношению к каждому из четырех первичных вкусовых ощущений?
6. Каким образом межволоконные паттерны нейронных импульсов вкусовых нервных волокон связаны с определенными вкусовыми ощущениями? Расскажите об альтернативной точке зрения, согласно которой возникновение определенных вкусовых ощущений связано с существованием лучшего стимула и меченого вкусового нервного волокна. Какой механизм кодирования информации о вкусовых стимулах можно предложить, объединив представления о межволоконных паттернах нейронных импульсов и о специфичности «меченых» волокон?
7. Перечислите аномалии восприятия вкуса. Каковы их основные причины?
8. Перечислите основные факторы, оказывающие существенное влияние на пороги вкусовой чувствительности, включая температуру стимула, стимулируемый участок поверхности языка и возраст испытуемого.

9. Как продолжительная стимуляция определенным вкусом влияет на вкусовую чувствительность испытуемого? Расскажите о том, как снижение вкусовой чувствительности — адаптация — влияет на восприятие веществ, вкус которых аналогичен вкусу того вещества, адаптация к которому изучалась. Как адаптация к определенному вкусу сказывается на восприятии вкуса чистой воды?
10. Что происходит при одновременной стимуляции веществами, имеющими разный вкус? Объясните, почему разные вкусовые стимулы могут усиливать и подавлять друг друга.
11. Как модификаторы вкуса (пищевые добавки) влияют на вкусовые ощущения? Перечислите наиболее распространенные модификаторы вкуса.
12. Подтвердите или опровергните представление о том, что разным биологическим видам свойственны разные основные вкусовые ощущения и вкусовые предпочтения. На чем основаны вкусовые предпочтения и в какой мере они зависят от биологических факторов и культурных традиций?
13. Может ли отсутствие в рационе питания носителя определенного вкуса вызвать повышенную тягу к нему?
14. Что такое обусловленное вкусовое отвращение ? Какова его роль во врéменных изменениях вкусовых предпочтений?
15. Что такое «букет»? Чем он отличается от вкуса?

ГЛАВА 18

Обоняние: химическая теория восприятия запахов

В этой главе мы продолжим обсуждение хеморецепции, обратив основное внимание на восприятие запахов. В конце главы мы также опишем сенсорную систему хеморецепции, которая, не будучи ни системой восприятия запахов, ни системой восприятия вкуса, воспринимает и обрабатывает информацию о химических раздражителях.

Функциональное предназначение восприятия запахов, или обоняния, — обеспечение животных и человека информацией о химических стимулах, находящихся как на расстоянии, так и в непосредственной близости от них. Всем знакома замечательная способность собак «брать след» — воспринимать запахи, присутствующие в воздухе и в земле. Для многих низших животных обоняние — жизненно важное условие эффективного взаимодействия с окружающей средой. У многих биологических видов брачное поведение и другие жизненно важные формы поведенческой активности определяются именно обонянием. Одной из отличительных особенностей обонятельной системы низших животных — сильнейшее влияние на их явное функциональное поведение. Прежде всего это относится к ночным животным, т. е. к тем, которые ведут активный образ жизни при плохом освещении, в условиях, когда их действия направляются исключительно информацией невизуального характера. Эти животные, обладающие повышенной чувствительностью к запахам, называются макросматическими (от греческого слова *osme*, что значит «запах»), животные, имеющие слаборазвитую обонятельную систему и вовсе лишенные ее, называются микросматическими и аносмическими соответственно.

Назначение обонятельной системы

Для многих животных запах играет решающую роль в таких разных по своей природе действиях, как метка территории, социализация, поиск и отбор пищи, выбор определенного времени репродуктивного цикла, поиск брачного партнера и брачные игры, а также вскармливание потомства. Запах помогает хищникам обнаруживать свои жертвы, а жертвам — спасаться от хищников. Известно немало замечательных примеров того, как животные используют эмиссию (выделение) запахов

и их восприятие для продолжения рода и выживания. Например, самцы непарного шелкопряда при благоприятном направлении ветра могут по запаху обнаруживать самок, находящихся за несколько миль от них. Чернильная жидкость, испускаемая осьминогами или кальмарами, не только мешает нападающему хищнику нормально видеть, но и притупляет его нюх (Milne & Milne, 1967).

Способность к восприятию запахов не одинаково важна для всех биологических видов. Складывается такое впечатление, что в жизни обитателей морей и суши она играет более существенную роль, чем в жизни птиц и животных, обитающих на деревьях. У некоторых животных обонятельная система развита слабо; сказанное относится к таким морским млекопитающим, как морские коровы и, возможно, к китам, которые дышат с помощью легких и не могут, находясь под водой, воспринимать запахи через нос (Altman, 1966). Как уже отмечалось выше (см. главу 14), у этих животных слух вообще и способность к локализации источников звука в особенности развиты настолько, что компенсируют их недостаточную чувствительность к присутствующим в воде запахам.

Для человека обонятельная система значительно менее важна, чем для многих других биологических видов, во всяком случае само выживание человека как биологического вида от нее не зависит. Чарльз Дарвин писал в 1871 г.:

> Наибольшее значение обоняние имеет для самого многочисленного отряда млекопитающих — для жвачных животных, ибо оно предупреждает их об опасности, и для хищников, которым оно сигнализирует о приближении жертвы... Что же касается человека, то если оно и играет в его жизни какую-то роль, то весьма незначительную... От далеких предков, которые постоянно использовали свою способность к восприятию запахов и для выживания которых она была исключительно важна, человек унаследовал обонятельную систему в ослабленном, рудиментарном состоянии (Darwin, 1948, p. 405–406).

Однако в сочетании с восприятием вкуса восприятие запахов играет в жизни человека важную роль. Оно помогает ему в отборе продуктов питания (распознает несвежие продукты) и в подержании чистоты окружающей среды, а в некоторых случаях, например когда речь идет о цветах или о еде, является и источником эстетического наслаждения. Ниже приводится отнюдь не полный перечень совершенно определенных запахов и ароматов как естественного происхождения, так и присущих получаемым в промышленности соединениям, с которыми человек сталкивается в повседневности: запах дыхания и пота, человеческих испражнений, всевозможных средств бытовой химии, косметики, дезодорантов, одеколонов и духов, смесь запахов кухни и пищи, запах выхлопных газов автомобилей и автобусов, запах табачного дыма и ароматы растений. Некоторые из них неприятны, даже отвратительны и могут быть скорее названы зловонием, нежели благоуханием, но они теснейшим образом связаны с теми химическими веществами, с которыми мы сталкиваемся ежедневно, и в большинстве своем информативны, потому что позволяют нам выявлять их источники.

Драматург и прозаик Патрик Зюскинд в своем романе «Парфюмер», опубликованном в 1986 г., описывает запахи, характерные для Франции XVIII в., и, обращая наше внимание на их разнообразие, создает яркую, выразительную, хотя и весьма шокирующую картину:

В городах того времени стояла вонь, почти невообразимая для нас, современных людей. Улицы воняли навозом, дворы воняли мочой, лестницы воняли гнилым деревом и крысиным пометом, кухни — скверным углем и бараньим салом; непроветренные гостиные воняли слежавшейся пылью, спальни — грязными простынями, влажными перинами и остро-сладкими испарениями ночных горшков. Из каминов несло серой, из дубилен — едкими щелочами, со скотобоен — выпущенной кровью. Люди воняли потом и нестираным платьем, изо рта у них пахло сгнившими зубами, из животов — луковым соком, а их тела, когда они старели, начинали пахнуть старым сыром, и кислым молоком, и болезненными опухолями. Воняли реки, воняли площади, воняли церкви, воняло и под мостами, и во дворцах. Воняли крестьяне и священники, подмастерья и жены мастеров, воняло все дворянское сословие, вонял даже сам король — он вонял, как хищный зверь, а королева — как старая коза, зимой и летом. Ибо в восемнадцатом столетии еще не была поставлена преграда разлагающей активности бактерий, а потому всякая человеческая деятельность, как созидательная, так и разрушительная, всякое проявление зарождающейся или погибающей жизни сопровождались вонью (Suskind, 1986, p 3–4; *Патрик Зюскинд*. Парфюмер / Пер. с нем. Э. В. Венгеровой. СПб : Азбука, 2000 С. 5).

Запахи и их свойства

Химические стимулы обоняния

Потенциальными стимулами обонятельной системы могут быть только *летучие* или легко испаряющиеся вещества. А это значит, что твердые и жидкие вещества, прежде чем вызвать обонятельное ощущение, должны сначала перейти в газообразное состояние. Летучесть вещества является необходимым, но не достаточным условием стимуляции обонятельной системы, поскольку многие вещества (например, вода), будучи летучими, лишены запаха. Чтобы проникнуть сквозь водно-липидный слой, покрывающий рецепторы запаха, потенциальные стимулы обонятельной системы должны быть также водорастворимыми и растворимыми в липидах (жирах).

Большинство стимулов обонятельной системы принадлежат к органическим соединениям. При обычных условиях ни один из химических элементов, встречающихся в природе в свободном состоянии (в своей атомарной форме), не имеет запаха. Природные одоранты, как правило, — исключительно сложные по своему составу смеси химических соединений; природными источниками запахов являются растения (фрукты и цветы), гниющая органическая материя (растения, трупы животных, фекалии) и железы внутренней секреции животных, вырабатывающие пахучие вещества. Природные одоратны являются сигналами, указывающими на присутствие и местоположение пищи, токсинов, хищников и половых партнеров. Однако, как мы скоро увидим, прямая зависимость между химическими свойствами вещества и его восприятием в качестве обонятельного стимула отсутствует. Есть достаточно оснований считать, что запах вещества определяется не одним каким-то свойством, а совокупностью разных свойств.

Классификация запахов

Обоняние отличается от восприятия вкуса тем, что первичные запахи нам неизвестны. Не исключено, что единого «набора» первичных запахов вообще не суще-

ствует. Известно немало классификаций запахов, основанных на интроспекции и субъективных ощущениях, но принципиальная проблема заключается в том, чтобы выделить несколько фундаментальных, первичных запахов, при смешении которых возникает 10 000 или более сложных ароматов, воспринимаемых обонятельной системой человека.

Одна из попыток классификации запахов основана на использовании геометрической фигуры — так называемой *призме запахов, или призме Хеннинга* (*Henning*), представленной на рис. 18.1. Призма Хеннинга — это полая трехгранная призма, шесть углов которой соответствуют шести первичным запахам: цветочному, гнилостному, эфирному (фруктовому), пряному, а также запахам горелого и резины. По мнению автора, все запахи, которые «размещаются» на гранях, соединяющих два угла, похожи только на первичные запахи, «располагающиеся» на этих углах; промежуточные же ароматы, образовавшиеся в результате смешения нескольких первичных запахов, «лежат» на поверхности призмы.

Другие классификации базируются на большем или меньшем количестве первичных запахов, чем классификация Хеннинга, однако ни одна из них не избежала критики и их ценность сомнительна. Основная трудность, которая возникает при попытке создать любую классификацию на основе нескольких первичных запахов, заключается в том, что многие запахи непросто соотнести с одним из них. С другой стороны, классификация на основе большого числа категорий запахов может оказаться слишком широкой и не приспособленной для того, чтобы дать определение первичным запахам, а потому и не справится с поставленной перед ней задачей — идентифицировать конкретные первичные запахи. Более того, использование заранее присвоенных запахам таких названий, или меток, как «цветочный», «гнилостный» или «пикантный», ограничивает возможности индивидуумов при оценке и определении их собственных обонятельных ощущений. Если человек должен сопоставить свою собственную оценку запаха со всеми известными категориями, его описание конкретного обонятельного ощущения ограничивается этими категориями.

Сравнительно недавно предложенная классификация, основанная на семи первичных запахах, — попытка установить прямую связь между некоторыми химиче-

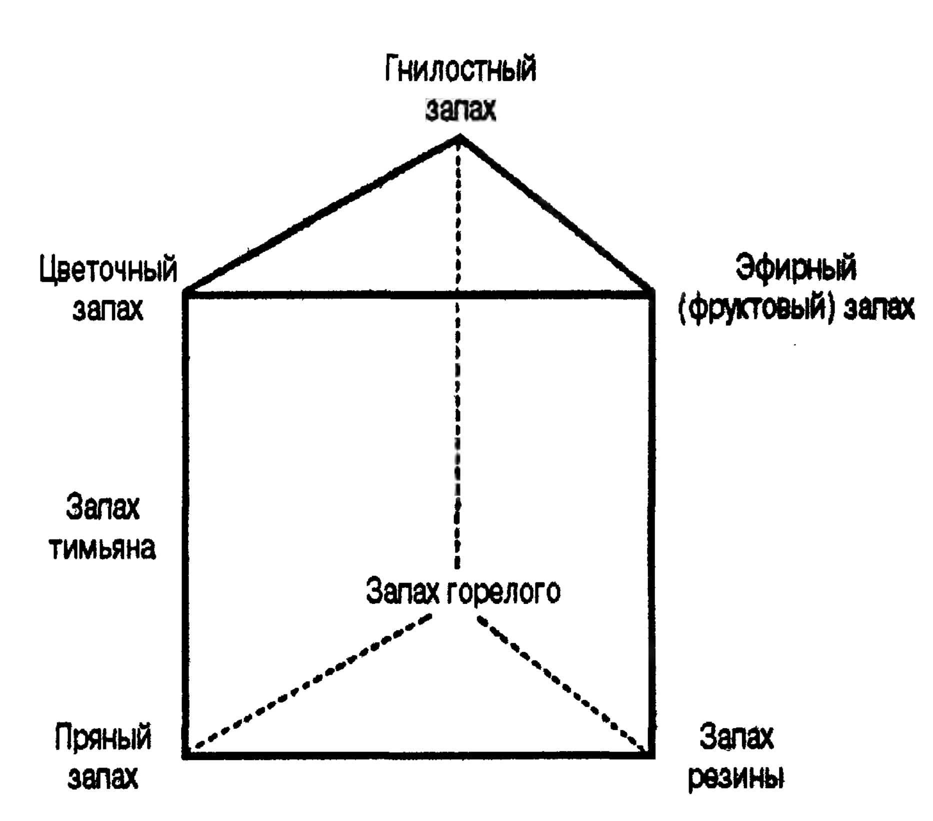


Рис. 18.1. Призма Хеннинга

Каждому из углов призмы автор «приписал» один из шести первичных запахов: цветочный, гнилостный, эфирный (фруктовый), пряный, запах горелого и запах резины. По мнению Хеннига, на гранях и поверхностях призмы располагаются запахи, образующиеся при смешении первичных запахов. Например, запах тимьяна занимает место на грани призмы посередине между цветочным и пряным запахами

скими свойствами соединений и восприятием их запахов (Amoore, 1965). В табл. 18.1 представлены семь первичных запахов, названия которых выбраны из числа определений, наиболее часто используемых для описания запахов, присущих большинству органических соединений.

Таблица 18.1

Первичные запахи, химические соединения, являющиеся их носителями, и примеры знакомых веществ или смесей

Первичный запах	Химические соединения	Знакомый пример
Камфарный	Камфара, гексахлорэтан	Средство от моли
Мускусный	Бутилбензол	Мускус, цибетон
Цветочный	Этилкарбинол	Роза, лаванда
Мятный	Ментол	Перечная мята
Эфирный	Диэтиловый эфир	Чистящее средство
Едкий	Муравьиная кислота	Уксус, поджаренные кофейные зерна
Гнилостный	Бутилмеркаптан, сероводород	Тухлые яйца

Источник: J. E. Amoore Current status of the theory of odor. *Annals of the New York Academy of Sciences, 116,* 1965, 457–476

Классификация, в основе которой лежат семь первичных запахов, базируется на **стереохимической теории обоняния,** или **стереотеории**, которую часто называют функциональной теорией *ключа и замка.* «Ключ» — это молекула химического соединения-одоранта, обладающая специфической пространственной конфигурацией, а «замок» — предполагаемый рецептор обонятельного ощущения, который лежит на поверхности обонятельной мембраны и стимулируется только молекулой именно с той специфической пространственной конфигурацией, которая присуща «ключу». Следовательно, каждый замок имеет свой ключ и эта пара — ключ и замок — у каждого запаха своя.

Привлекательность этой теории определяется многими причинами, важнейшей из которых является то, что ее автор попытался связать характер обонятельного ощущения, т. е. характер воспринимаемого запаха, с определенными свойствами химических соединений, вызывающих его. Однако она была воспринята специалистами весьма скептически и не получила широкого признания (Cain, 1978). В основном это связано с отсутствием надежных свидетельств в пользу существования специфических обонятельных рецепторов (т. е. «замков») и значительного числа исключений. Например, известны одоранты, обладающие совершенно разными запахами, несмотря на то что их молекулы имеют идентичное строение (Schiffman, 1974a). Короче говоря, невозможно надежно предсказать запах соединения на основании одного лишь пространственного строения его молекул. Следовательно, хотя существование определенной связи между строением молекулы и запахом весьма вероятно, последний зависит не только от строения молекулы, но и от некоторых ее химических свойств. А это значит, что мы вправе сде-

лать следующий вывод: в настоящее время нет ни одной теории, которая смогла бы описать и объяснить все многообразие и утонченность обонятельных ощущений (Doty, 1991; Dravnieks, 1982). Однако анализ случаев *избирательной аносмии* способен дать нам представление о том, какие же основные классы одорантов существуют.

Избирательная аносмия и виды запахов. Аносмия — это общий термин, обозначающий полную утрату индивидуумом обонятельных ощущений. В отличие от нее **избирательная аносмия** (иногда называемая «обонятельной слепотой) характеризует дисфункцию обонятельной системы, которая проявляется в том, что люди утрачивают способность воспринимать лишь совершенно определенный, достаточно ограниченный набор запахов (Amoore, 1991). При этом у них сохраняется нормальная чувствительность ко всем другим запахам. То, что некоторые индивидуумы не способны воспринимать те или иные совершенно определенные запахи, наводит на мысль либо об отсутствии или дефиците у них специальных рецепторов, предназначенных для их восприятия, либо о нарушении нейронного механизма, «настроенного» на кодирование информации именно такого характера. Одна из причин избирательной аносмии — генетическая и связана с дефицитом в организме важных протеинов, необходимых для восприятия одорантов определенного типа (Buck, 1992; Buck & Axel., 1991). Поскольку идентифицировано несколько дюжин разновидностей избирательной аносмии, можно предположить, что число первичных запахов (или рецепторных протеинов, необходимых для кодирования информации о запахе) может быть очень велико, значительно больше, чем полагал создатель призмы запахов Хеннинг или автор описанной выше стереохимической теории обоняния (Amoore, 1991).

И последнее. Не исключено, что в отличие от вкусовых ощущений никаких первичных обонятельных ощущений на самом деле нет. Возможно, вместо них существует множество избирательно «настроенных» рецепторов, сложное взаимодействие которых и позволяет нам воспринимать несметное количество отличных друг от друга запахов.

Анатомия и физиология обонятельной системы

Физиология восприятия запахов — «тонкая материя» прежде всего потому, что рецепторы обоняния практически недоступны (рис. 18.2 и 18.3). У человека роль органа обоняния исполняет **обонятельный эпителий** (дословно — «улавливающая запахи мембрана»), называемый также **обонятельной слизистой оболочкой**, располагающийся в стенках верхнего отдела носовой полости и занимающий площадь 1 квадратный дюйм (примерно 6,5 см^2). Обонятельный эпителий распределяется по обеим сторонам носовой полости, разделенной носовой перегородкой. Носовая перегородка делит носовую полость на две ноздри, а обонятельный эпителий — на два участка («островка»). Наличие двух носовых проходов усиливает остроту восприятия запахов, ибо благодаря им при каждом втягивании воздуха носом рецепторная система получает через две ноздри две отдельные «пробы», содержащие пахучее вещество. Более того, две ноздри так же помогают в локализации источника запаха, как два уха — в локализации источника звука.

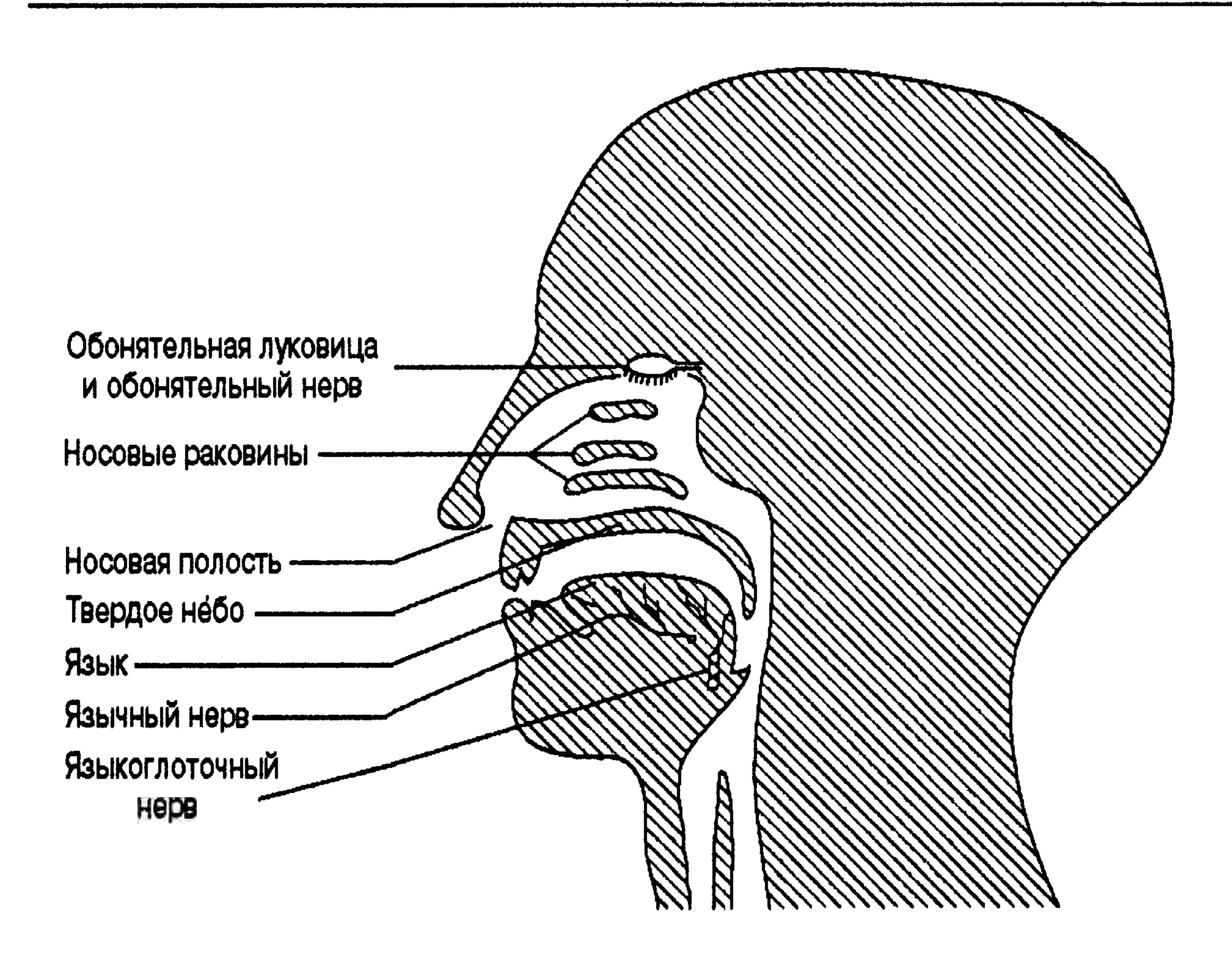


Рис. 18.2. Носовые ходы
(*Источник*: F A Geldard. *The human senses* New York John Wiley, 1972, p 444)

Носовая
полость
Область,
гистологический срез которой
детально представлен ниже
на этом же рисунке
Мозолистое
тело
Обонятельная
луковица
Обонятельный тракт
Клубочек
Костная структура
Волокно обонятельного нерва
Область
обонятельной
слизистой оболочки,
или эпителия
Обонятельная клетка
Поддерживающая клетка
Образование
в виде крючка

Рис. 18.3. Анатомия обонятельной системы (схема)
(*Источник* D Krech & R S Crutchfield *Elements of psychology*, New York Alfred A Knopf, 1958, p 184)

Рецепторы обонятельных ощущений

Обонятельные рецепторы, называемые **обонятельными клетками**, находятся в слизистой оболочке по обе стороны от носовой перегородки, в верхней части носовой полости (см. рис. 18.3). Рецепторы обоняния представляют собой относительно длинные и узкие, колоннообразные клетки, окруженные пигментированными поддерживающими клетками. Человек имеет около 10 млн обонятельных рецепторов (Wenzel, 1973), а собака — примерно в 20 раз больше, чем и объясняется ее феноменальный нюх и способность брать след. На одном конце обонятельной клетки имеется утолщение, от которого отходят **обонятельные реснички**, погруженные в жидкость, покрывающую слизистую оболочку обонятельного эпителия (рис. 18.4). Полагают, что обонятельные реснички, непосредственно связанные с ними *дендритные узелки* и слизь являются структурами, играющими роль рецепторов запахов, и осуществляют начальную стадию трасндукции (Getchell & Getchell, 1987). Считается также, что в состав слизи входит и связующее вещество — особые *обонятельные белки*, которые таким образом взаимодействуют с молекулами одорантов, что делается возможным проникновение последних через слизь и их контакт с обонятельными рецепторными клетками (Dodd & Castellucci, 1991). Возможно, что обонятельные связующие протеины поглощают одоранты, попадающие в носовую полость, и концентрируют их на обонятельных рецепторах.

От обонятельных рецепторных клеток отходят нитевидные нервные окончания, образующие *обонятельные нервные волокна*, которые связаны с **обонятельной луковицей** мозга через синаптическую структуру, называемую **клубочком**. В действительности существует большое количество таких синаптических структур, которые называются *клубочками*. Нервные волокна, отходящие от разных клу-

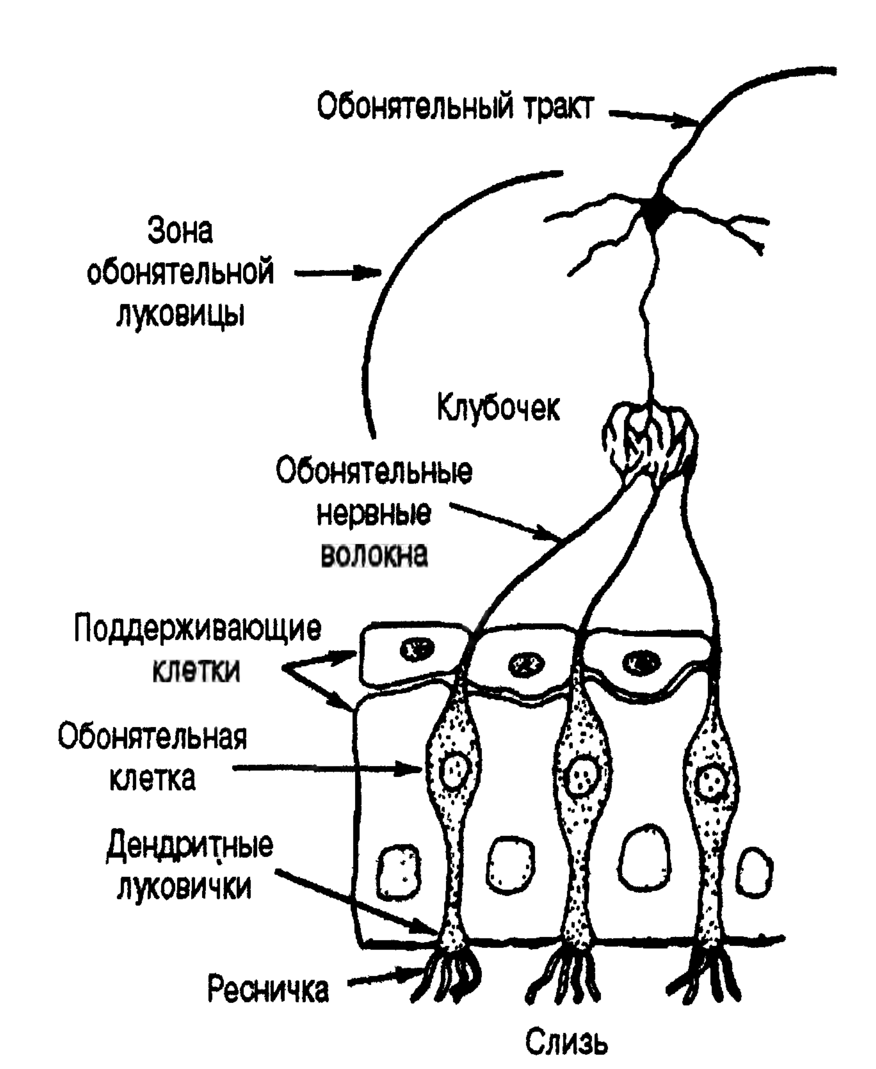


Рис. 18.4. Гистологический срез обонятельного эпителия

На рисунке показаны дендритные узелки и обонятельные реснички, погруженные в слизь. Полагают, что все эти структуры вместе и являются рецепторами запахов, осуществляющими начальную стадию нейронной трасмиссии.

бочков, встречаются в обонятельной луковице и в виде *обонятельных трактов* подходят к другим участкам головного мозга. Следовательно, рецепторные обонятельные клетки не только воспринимают, но и проводят сигнал. В качестве рецепторов они превращают химическую энергию стимула (запаха) в нервный импульс. В качестве проводников возбуждения они через обонятельные нервные волокна передают эти импульсы обонятельному мозгу. Известна точка зрения, согласно которой эта двойственность функции клеток, свойственная относительно примитивным нервным системам низших позвоночных, является отражением эволюционного пути развития обонятельной системы и его наследием (Geldard, 1972).

Нейронный импульс поступает в обонятельную луковицу от обонятельных ресничек обонятельной клетки, погруженных в слизистую оболочку. На уровне слизистой оболочки с одной обонятельной клеткой связано несколько (от 6 до 12) обонятельных ресничек. В одном нейроне клубочка обонятельной луковицы сходится множество нервных волокон обонятельных клеток. В свою очередь, нейроны клубочков объединяются в обонятельные тракты, ведущие непосредственно в высшие кортикальные зоны (в *лимбическую систему, таламус* и в *лобную долю коры головного мозга*, которые будут описаны ниже).

От обонятельной луковицы отходит примерно в 1000 раз меньше нервных волокон, чем входит в нее, т. е. количество обонятельных трактов, поставляющих нейронную информацию мозгу, примерно в 1000 раз меньше, чем количество обонятельных клеток, воспринимающих стимуляцию. Иными словами, для возбуждения 1 нейрона обонятельной луковицы требуется нейронная активность примерно 1000 обонятельных клеток и связанных с нею нервных волокон. Подобный механизм передачи нервного импульса (и суммирования обонятельной информации) делает обонятельную систему исключительно чувствительной. В результате такого объединения нейронной активности множество слабых нейронных сигналов, передаваемых большим количеством обонятельных нервных волокон, сливаются и превращаются в обонятельной луковице в единый сигнал, что делает возможным восприятие даже ничтожных концентраций пахучих веществ. (Аналогичная конвергенция активности рецепторов характерна и для палочек — фоторецепторов сетчатки, чем и объясняется чувствительность визуальной системы; см. главу 3.)

Проводящие пути обонятельной системы

Обонятельная луковица посылает нейронные импульсы в несколько зон головного мозга. Одна из этих зон — таламус, связанный с лобной долей коры головного мозга (Dodd & Castellucci, 1991; Scott, 1984); кроме того, обонятельная луковица связана также и с некоторыми отделами *лимбической системы* (зоной, имеющей непосредственное отношение к обработке информации, связанной с памятью и эмоциями, о чем более подробно будет рассказано ниже). То, что в настоящее время называется лимбической системой, раньше считалось частью обонятельной системы, а старое название участка мозга, включающего лимбическую систему, — обонятельный мозг — используется по сию пору.

Активное носовое дыхание и чувствительность к запахам

При вдыхании воздух, содержащий газообразные химические соединения, достигает обонятельного эпителия в виде несильных, завихряющихся потоков. (Обонятельная система может также стимулироваться и при выдохе, особенно во время еды.) Проходя между тремя похожими на раковины косточками, лежащими в верхней части носовой полости, втянутый в нос воздух с одорантами нагревается и фильтруется (рис. 18.2). Достигая верхнего отдела носовой полости, химический стимул растворяется в жидкости, покрывающей обонятельный эпителий. Растворенный одорант стимулирует реснички обонятельных клеток и связанные с ними структуры, возбуждая их и вызывая возникновение в них потенциалов действия.

Интуиция подсказывает, что чем активнее человек дышит носом, т. е. чем активнее он втягивает воздух носом, или принюхивается, тем больше поверхность обонятельного эпителия, «окутанного» пахучим веществом, и тем интенсивнее стимуляция. На самом же деле, для того чтобы обонятельная система «получила» оптимальное количество одоранта и возникло обонятельное ощущение, не требуется никаких специальных усилий и вполне достаточно нормально дышать. Как писал один из исследователей обоняния, «очень трудно повысить эффективность "техники принюхивания", которой владеют индивидуумы. Один естественный вдох несет в себе столько же информации о присутствии запаха и его интенсивности, сколько и семь или более вдохов» (Laing, 1983).

Гибкость обонятельных рецепторных клеток

Обонятельная система вообще и ее рецепторные клетки в особенности удивительно гибко реагируют на различные естественные структурные изменения нейронных процессов. Как и рецепторы вкуса, обонятельные клетки разрушаются и регенерируются; продолжительность жизни обонятельного нейрона составляет 4–8 недель. Более того, к возрождению способны даже клетки, пострадавшие или разрушенные в результате травмы или чрезмерного раздражения химическими веществами. Не исключено, что постоянное замещение отживших клеток новыми — это адаптивный механизм, возникший для того, чтобы компенсировать потерю клеток вследствие постоянной стимуляцией воздухом, содержащим различные примеси. Возможно, обонятельные клетки — это единственные сенсорные нейроны взрослого млекопитающего, способные замещаться новыми нейронами (Cjstanzo & Graziadei, 1987). Интересно отметить, что, несмотря на постоянный «круговорот» рецепторных клеток, функционирование обонятельной системы как таковой не прерывается.

Кодирование обонятельной информации

Кодирование информации как об интенсивности (силе) обонятельных стимулов, так и об их природе (т. е. распознавание запахов) начинается с активности слизистой оболочки обонятельного эпителия. Именно здесь одоранты в виде сложных электрических и химических сигналов проникают через слизистую оболочку и воздействуют на рецептивные по отношению к различным химическим соединениям мембраны обонятельных рецептивных клеток.

Интенсивность запаха

Интенсивность запаха зависит от концентрации пахучего вещества, т. е. от количества его молекул, достигших рецепторных клеток обонятельного эпителия. В качестве меры активности обонятельной клетки принято изменение электрических потенциалов обонятельных нервов на поверхности обонятельного эпителия. Эти изменения пропорциональны концентрации одоранта и времени стимуляции и возрастают вместе с ними. Сильный обонятельный стимул отличается от слабого тем, что быстрее вызывает электрический разряд, который достигает большей абсолютной величины и медленнее угасает. Следовательно, сильные запахи вызывают более интенсивные нейронные импульсы, чем слабые (Gesteland, 1978; Kauer, 1987). Без сомнения, вы сами имели возможность убедиться в справедливости всего вышеизложенного: во время насморка обонятельные ощущения ослабевают, так как «заложенный» нос снижает концентрацию молекул одорантов, достигающих рецепторов.

Распознавание запахов

Понять, как происходит распознавание запахов, т. е. как кодируется информация о природе одоранта, значительно труднее, чем понять, как кодируется информация о его интенсивности. Во-первых, нет никакой связи между свойствами одорантов и активностью специфических рецепторных клеток: специфические рецепторные клетки, кодирующие информацию об одорантах определенного типа, отсутствуют. То, что обонятельные рецепторные клетки лишены нейронной специфичности, подтверждается результатами изучения обонятельной системы лягушки (Gesteland et al., 1963, 1965). Авторы установили, что единичная обонятельная клетка лягушки одинаково реагирует на большое число различных одорантов. Отсутствие специфичности характерно и для обонятельных нервов, связывающих рецепторные клетки с клубочками обонятельной луковицы. Как и обонятельные клетки, большинство обонятельных нервных волокон реагируют на весьма широкий набор пахучих веществ, в том числе и на те из них, которые весьма существенно отличаются друг от друга.

Паттерны нейронной активности: профили нейронной реакции. Хотя реакция рецепторных обонятельных нейронов (и их нервных волокон) не отличается избирательностью, есть некоторые свидетельства в пользу того, что *паттерны* нейронной активности, возникающие в ответ на стимуляцию разными одорантами, отличаются друг от друга (Gesteland et al., 1963). Изучив стимуляцию 25 различными одорантами, авторы установили, что каждый рецептор реагирует на несколько стимулов и величина потенциала действия для разных стимулов различна. Следовательно, существуют надежно определяемые различия в чувствительности рецепторных клеток к различным одорантам и наша способность распознавать различные запахи определяется именно ими.

Было высказано предположение, согласно которому в основе распознавания запаха лежит *пространственный паттерн* нейронной активности, возникающий в обонятельной луковице. Иными словами, информация о природе запаха кодируется паттерном импульсов многих рецепторных клеток, чувствительность которых

различна. Это предположение позволило Коеру предложить механизм нейронного кодирования, непосредственно связывающий широкую «полосу пропускания» рецепторных клеток с распознаванием запахов (Kauer, 1987). Согласно выполненному им анализу он сделал вывод о существовании группы рецепторных клеток, каждая из которых чувствительна к большому числу различных одорантов, причем нейронные активности этих групп взаимно перекрываются. Следовательно, стимуляция одним пахучим веществом может активировать какую-либо одну группу рецепторных клеток, нейронная активность которых соответствует определенному паттерну, или профилю, нейронной активности, характерному именно для этой группы рецепторов. Стимуляция другим одорантом активирует другую группу рецепторных клеток, часть из которых может также отреагировать и на первый стимул. Иными словами, одни и те же рецепторные клетки в различных сочетаниях с другими рецепторными клетками могут участвовать в кодировании информации о разных одорантах.

Таким образом, нет специализированных обонятельных клеток, «настроенных», скажем, на восприятие запаха розы, и отличных от клеток, кодирующих информацию о запахе сирени или кофе. Что на самом деле специализировано или по крайней мере постоянно при кодировании информации о природе запаха на рецепторном уровне, так это связь между природой одоранта и профилями нейронной активности групп рецепторных клеток. Следовательно, распознавание запаха зависит от *паттерна нейронной активности* групп обонятельных клеток, возникающего в клубочках обонятельной луковицы. Различным одорантам соответствуют надежные и характерные паттерны нейронной активности в обонятельной луковице. Схематическое изображение паттернов активности различных групп рецепторных клеток, кодирующих информацию о разных одорантах, представлено на рис. 18.5.

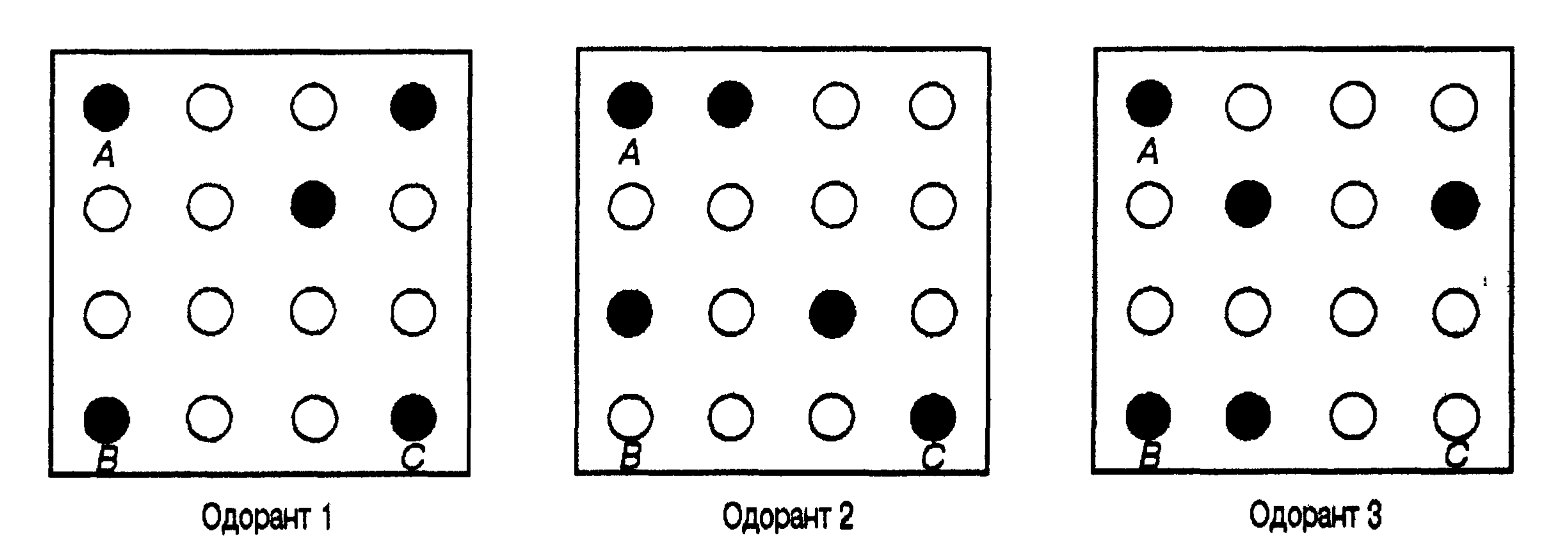


Рис. 18.5. Схематическое изображение паттернов нейронной активности группы из 16 рецепторных клеток, стимулируемых тремя различными одорантами

Каждый кружок представляет обонятельный рецептор, а черные кружки – это рецепторные клетки, реагирующие на стимуляцию данным конкретным одорантом. Обратите внимание на то, что рецептор *А* активируется всеми тремя одорантами, рецептор *В* – только одорантами 1 и 3, а рецептор *С* – только одорантами 1 и 2. Следовательно, хотя индивидуальная рецепторная клетка и может стимулироваться несколькими различными одорантами, каждый из них активирует разную группу, или *паттерн*, рецепторных клеток. А это значит, что специфический паттерн активированных рецепторных клеток сигнализирует о присутствии специфического одоранта, или кодирует информацию о нем. (*Источник*: Spear et al., 1988)

Пока что многие вопросы, связанные с механизмом распознавания запахов, остаются без ответов. Соблазнительной и эмпирически логичной кажется возможность существования большого числа, может быть, сотен, обонятельных рецепторов, однако не исключено, что оно все же меньше, чем количество распознаваемых запахов, исчисляемых тысячами. Следовательно, представление о паттернах нейронной активности, аналогичных тем, которые схематически представлены на рис. 18.5, применимо только к относительно большому числу рецепторов, способных кодировать тысячи запахов, распознаваемых человеком.

Аномалии обонятельной системы

Основными аномалиями обонятельной способности являются нарушение механизма поступления одорантов в обонятельную систему и ее сенсоневральные нарушения. Нарушение механизма *поступления одорантов в носовую полость* приводит к тому, что прекращается доступ пахучих веществ к обонятельному эпителию. Оно возникает по разным причинам, в том числе и в результате закупорки носовых проходов вследствие ринитов различной этиологии (воспаления слизистых оболочек носовой полости, аналогичных тому, которое бывает при знакомом всем насморке). *Сенсоневральная утрата обонятельной способности* — следствие причин, влияющих непосредственно на саму обонятельную систему. К числу подобных причин относятся: повреждение обонятельного эпителия, разрыв волокон обонятельного нерва, разрушение обонятельных клеток в результате травмы головы, некоторые вирусные и инфекционные заболевания (например, грипп или гепатит), бронхиальная астма, опухоли, сдавливающие обонятельную луковицу или тракт, и химические ожоги обонятельных рецепторов вследствие вдыхания таких токсичных соединений, как аммиак, кокаин, пары свинца, сульфата цинка и других щелочных веществ (Doty et al., 1991; Schiffman, 1983; Snow et al., 1991). Утрата способности улавливать и распознавать запахи может быть также одним из симптомов болезни Альцгеймера (Schiffman & Gartlin, 1993) и шизофрении (Turetsky et al., 2000).

К уменьшению чувствительности обонятельной системы приводит и старение, причем в этом плане обонятельная система гораздо более уязвима, нежели система восприятия вкуса. Известно, что более чем у трех четвертей индивидуумов старше 80 лет обонятельная чувствительность в той или иной мере понижена (Doty et al., 1991). (Более подробно вопрос о влиянии старения на восприятие запахов будет рассмотрен ниже.)

Аномалий обонятельной системы, как и аномалий системы восприятия вкуса, немало. Наиболее распространенная форма дисфункции обонятельной системы, от которой страдают примерно 2 миллиона американцев, — неспособность воспринимать запахи, или *аносмия* (Costanzo & Zasler, 1991). Страдающий аносмией человек либо *вообще* перестает воспринимать какие бы то ни было запахи (полная аносмия), либо становится нечувствительным к какому-то одному запаху или к ограниченному числу запахов (описанная выше *избирательная аносмия*). Пониженная чувствительность ко всем или к некоторым запахам называется *гипосмией*, а противоположное ей состояние — обостренное обоняние, повышенная чувстви-

тельность ко всем или ко многим запахам — *гиперосмией.* Термином *дизосмия,* или *паросмия,* называется дисфункция обонятельной системы, при которой человек ощущает какой-то неприятный запах, когда на самом деле пахнет либо приятно, либо вообще нет никакого запаха. Восприятие любого запаха — приятного или неприятного — при полном отсутствии какого бы то ни было одоранта называется *фантосмией.* Поскольку фантосмия это не что иное, как склонность к «обонятельным галлюцинациям», нет ничего удивительного в том, что ею часто страдают больные с расстройствами психики или люди, перенесшие черепно-мозговые травмы.

Хотя нарушения обонятельной системы и не смертельны, они могут причинить вред. Запахи, которые мы воспринимаем из воздуха, информативны, они настораживают нас, сообщая о присутствии ядовитых газов, о пожаре (запах дыма) и о недоброкачественной пище. Человек, вовсе лишенный обоняния либо обладающий пониженной чувствительностью к запахам, лишается возможности воспринимать сигналы опасности, посылаемые воздухом, и поэтому должен быть всегда начеку. Дисфункция обонятельной системы способна ухудшить качество жизни того, кто страдает ею. Она может не только повлиять на рацион питания, а значит, и на работу органов пищеварения, и на вес тела, но и на эмоциональное состояние человека и даже стать причиной тяжелой депрессии.

Болезнь и запах

Давно известно, что некоторым болезням — преимущественно вследствие образования определенных метаболических продуктов или продуктов разложения под влиянием бактерий — свойственны специфические, зачастую неприятные запахи. Когда-то врачи использовали связь между болезнями и запахами как источник диагностической информации. Исторически сложилось так, что определенные запахи ассоциируются с критической нехваткой в организме витамина С, или с цингой (гнилостный), с желтой лихорадкой (запах, характерный для мясной лавки), с брюшным тифом (запах свежеиспеченного черного хлеба), с отравлением соединениями мышьяка (запах чеснока), с печеночной недостаточностью (аммиачный запах изо рта) и с диабетической комой (сладкий, фруктовый запах) (Schiffman, 1983).

С другой стороны, причиной некоторых недугов считалось вдыхание вредного, болезнетворного воздуха. Так, именно с этим предположением связано само название малярии — *mal'aria,* что в буквальном переводе с итальянского означает «дурной воздух». Бытовало также ошибочное мнение, что «обработка» вредного воздуха окуриванием или сильным ароматизатором способна уничтожить источник болезни (Vroon, 1997).

Некоторые специфические запахи, которые во Франции XVIII–XIX вв. связывались с болезнями, выразительно запечатлены историком медицины Аленом Горбином:

> Характерной особенностью больницы была смесь различных гнилостных запахов. Они исходили от учащенного дыхания больных и от их отвратительного пота, от их гнойной мокроты и гнойных выделений из ран, от содержимого ведер и параш, и к ним примешивался едкий запах лекарств, зловонные испарения пластырей. Врач, чтобы предотвратить возникновение эпидемии, старался разобраться в этой зловон-

ной смеси как можно быстрее. Пол, возраст, род занятий и темперамент пациентов вносили определенные изменения в это общее зловоние, из которого возникал запах доминирующей болезни. Однако хуже всего была все-таки «больничная лихорадка» — запах, который предшествует смерти и предвещает ее; его источали пораженные гангреной конечности и пропитанные потом постели, подготовленные для умирающих (Gorbin, 1986, p. 51).

Пороги обонятельной чувствительности

Абсолютные пороги чувствительности ко многим одорантам, свидетельствующие о том, что для обнаружения запаха достаточно чрезвычайно низких концентраций, уже определены. По данным Монкриффа, из двух наиболее чувствительных сенсорных систем — вкуса и обоняния — последняя чуть ли не в 10 000 раз чувствительнее первой (Moncrieff, 1951). Поразительным примером обонятельной чувствительности является чувствительность человека к *меркаптанам,* органическим веществам с отвратительным запахом, которые обычно добавляют в лишенный запаха бытовой газ для обнаружения его утечек. Запах меркаптанов обнаруживается даже тогда, когда на 50 триллионов молекул газов, образующих воздух, приходится всего 1 молекула меркаптана (Geldard, 1972). Вторым впечатляющим примером является чувствительность к *скатолу* — веществу, определяющему отвратительный запах фекалий. Монкрифф весьма наглядно описывает пороговую чувствительность к этому веществу: неприятный запах, источаемый 1 мг скатола, будет ощущаться в помещении, длина которого равна 500 м, ширина — 100 м и высота — 50 м (Moncrieff, 1951). Необычный пример, подтверждающий экстраординарную чувствительность обонятельной системы, — прием, использованный авторами обзора литературы, посвященной обонянию, который был опубликован Национальным географическим обществом (Gibbons, 1986; Gilbert & Wysocki, 1987; Wysocki et al., 1991). К 11 миллионам копий этого обзора авторы приложили по шесть специальных, пропитанных одорантами «закладок» длиной от 31 до 44 мм, для чего потребовалось менее 27 г каждого из пахучих веществ!

Благодаря чрезвычайной чувствительности обонятельной системы и тому, что количества одорантов, необходимых для создания минимальной обнаруживаемой, т. е. *пороговой концентрации,* исключительно малы, для определения пороговых значений приходится использовать весьма сложные методы. Возможно, самый сложный способом оценки обонятельной чувствительности — это способ, основанный на использовании *олфакториума* — стеклянной камеры с двойными стенами, состав воздуха в которой полностью контролируется. Например, перед началом эксперимента, до введения одоранта, испытуемый тщательнейшим образом моется под душем для того, чтобы с его тела были по возможности удалены все запахи. В результате воздух в камере не содержит ничего, кроме одоранта, порог чувствительности к которому предполагается определить, и известного количества воздуха с определенной температурой и влажностью (температура и влажность воздуха влияют на летучесть одорантов и, как следствие, — на обнаружение запахов).

Пороговые концентрации некоторых репрезентативных одорантов представлены в табл. 18.2.

Таблица 18.2

Некоторые репрезентативные пороги обонятельной чувствительности

Вещество	Запах	Пороговая концентрация*,**
Метилсалицилат	Хвои	0,100
Амилацетат	Банана	0,039
Масляная кислота	Пота	0,009
Сероводород	Тухлых яиц	0,00018
Кумарин	Ванили	0,00002
Цитраль	Лимона	0,000003
Этилмеркаптан	Тухлой капусты	0,00000066
Ксилол-мускус	Мускуса	0,000000075

* мг вещества на 1 л воздуха.

** Обратите внимание, что на абсолютные значения порогов обонятельной чувствительности большое влияние оказывают особенности использованного метода. А это значит, что результаты определений, выполненных другими способами, могут существенно отличаться от тех, которые представлены в этой таблице. Однако это не мешает приведенным цифрам служить доказательством необыкновенной чувствительности обонятельной системы человека. (*Источники*: Murphy, 1987; Wenger et al., 1956.)

Пороговые значения, определенные разными способами, существенно различаются, поскольку зависят от того, как именно одорант предъявляется обонятельной системе. Между тем чрезвычайно низкие пороговые концентрации некоторых одорантов (например, одного из меркаптанов и мускуса) правильнее было бы рассматривать как некие приблизительные данные; они наглядно свидетельствуют о чрезвычайной чувствительности человека к малейшим количествам этих соединений. Как отмечает Мозелл, обонятельная система по своей чувствительности значительно превосходит любой лабораторный прибор, предназначенный для обнаружения незначительных концентраций химических соединений (Mozell, 1971). В данном контексте уместно вновь обратиться к корреляции между количеством обонятельных рецепторов и пороговой чувствительностью. Собака имеет примерно в 20 раз больше обонятельных рецепторов, чем человек. И нет ничего удивительного в том, что животные с бóльшим количеством обонятельных клеток и с бóльшим количеством рецепторных ресничек в расчете на одну клетку обладают более обостренным обонянием, чем человек.

Пороги обонятельной чувствительности и пол

На пороговую чувствительность к некоторым одорантам могут влиять пол и гормональная насыщенность индивидуума. Известно, например, что женщины на разных этапах менструального цикла обладают разной чувствительностью к **экзалтолиду** (*exaltolide*) — синтетическому одоранту с мускусным запахом. Результаты проведенных исследований свидетельствуют о том, что достигшим полового созревания женщинам запах экзалтолида кажется интенсивным, а большинство женщин и мужчин, не достигших полового созревания, и половозрелых мужчин либо едва

различают его, либо вовсе нечувствительны к нему (Le Magnen, цитируется по Vierling & Rock, 1967; Good et al., 1976). Изучение восприятия экзалтолида мужчинами показало, что из общего числа испытуемых половина оказалась совершенно нечувствительной к нему, а у тех, кто принадлежал ко второй половине, порог чувствительности к этому одоранту в 1000 раз превышал порог половозрелых женщин. Параллельно проводившееся изучение абсолютного порога восприятия экзалтолида женщинами показало, что максимального значения обонятельная чувствительность к нему достигает в моменты, соответствующие двум определенным точкам менструального цикла (Vierling & Rock, 1967). Максимальная чувствительность к экзалтолиду соответствует максимальному содержанию в организме эстрогенов — женских половых гормонов, что позволило высказать предположение о влиянии этих гормонов на чувствительность к экзалтолиду (Doty et al., 1981). В пользу этого предположения свидетельствует то, что женщины, в организме которых нет эстрогенов по причине удаления яичников, гораздо менее чувствительны к экзалтолиду, чем здоровые женщины, и то, что после введения эстрогенов в определенной форме их чувствительность к экзалтолиду возвращается к исходному уровню и порог чувствительности понижается. В известной мере подтверждает это предположение также и сообщение о женщине, частично лишенной обонятельной чувствительности и имевшей ненормально низкое содержание эстрогенов в организме, но ставшей исключительно чувствительной к экзалтолиду после курса эстрогенотерапии (Good et al., 1976). Следовательно, можно говорить о том, что гормональный статус человека влияет на его обонятельную чувствительность (Doty et al., 1981; Mair et al., 1978). К обсуждению вопроса о значении чувствительности к экзалтолиду мы вернемся в одном из ниже следующих разделов.

Женщины более чувствительны, чем мужчины, не только к одорантам с мускусным запахом. Есть доказательства того, что они превосходят мужчин и в способности идентифицировать некоторые другие запахи (Doty, 1991; Doty et al., 1984). Девочки, не достигшие переходного возраста, значительно более чувствительны к запахам, чем их ровесники-мальчики, а это ставит под сомнение справедливость предположения о том, что различия в обонятельной чувствительности всегда связаны исключительно с уровнем содержания в организме половых гормонов.

В данном контексте представляет интерес наблюдение Герц и ее коллег, которые пришли к выводу о том, что память женщин теснее связана с запахами и более эмоциональна, нежели память мужчин (Herz & Cupchik, 1992), и что сексуальное поведение женщин в большей степени, чем сексуальное поведение мужчин, зависит от обонятельной информации (Herz & Cahill, 1997).

Пороги обонятельной чувствительности и старение

Выше мы уже говорили о том, с возрастом обоняние притупляется быстрее, чем восприятие вкусовых ощущений. Некоторые примеры возрастных изменений в восприятии запахов (возрастания порогов обонятельной чувствительности) поражают. Известно, например, что в период от 40 до 70 лет пороговые концентрации некоторых одорантов возрастают примерно в 10 раз (Kimbrell & Furtchgott, 1968). О том же свидетельствуют и данные исследователей, которые, используя некоторые продукты питания, показали, что пороги чувствительности к их запахам у по-

жилых людей (81 год и старше) примерно в 11 раз выше порогов чувствительности молодых (примерно 22 года).

С возрастом катастрофически уменьшается способность к идентификации и распознаванию пахучих веществ, а также к запоминанию запахов даже на короткое время (Englen et al., 1991; Weiffenbach, 1991). Доути с коллегами, изучив способность к распознаванию запахов почти у 2000 человек в возрасте от 5 до 99 лет, пришли к выводу о существовании бесспорной зависимости между нею и возрастом (Doty et al., 1984). Способность к идентификации запахов максимальна между 20 и 40 годами, после чего она заметно снижается, и это снижение продолжается вплоть до достижения 70-летнего возраста. Авторы также обнаружили, что многие пожилые люди страдают серьезными нарушениями обонятельной системы. Кроме того, примерно 25 % протестированных в возрасте от 65 до 68 лет и примерно 50 % протестированных в возрасте старше 80 лет страдали аносмией (см. также: Doty et al., 1991; Murphy, 1987). Некурящие испытуемые всех возрастных групп обладали более чувствительным обонянием, чем курильщики.

Адаптация

Продолжительная стимуляция каким-либо одорантом повышает порог чувствительности к нему, т. е. способствует **обонятельной адаптации**. Время, необходимое для наступления адаптации, зависит от концентрации пахучего вещества и продолжительности стимуляции им, но рано или поздно ощущение запаха исчезает. Более того, если адаптация была вызвана продолжительной монотонной стимуляцией каким-либо одорантом, отсутствие чувствительности к нему сохраняется надолго и после ее прекращения (Dalton & Wysocki, 1996).

Экспериментальное подтверждение

Адаптация к запаху

В том, что тенденция к адаптации к запахам кухни действительно существует, очень легко убедиться самому. Проведя на кухне совсем немного времени, вы поймете, что не чувствуете никаких запахов. Высуньте голову в окно и вдохните свежего воздуха. Когда ваша обонятельная система «вернется» на кухню, вы снова начнете воспринимать ее запахи.

Хотя, возможно, и было бы полезно уменьшить чувствительность к некоторым особенно неприятным и назойливым запахам, иногда снижение обонятельной чувствительности опасно. Шахтеры потому раньше спускались под землю с канарейками, которые погибали при летальной концентрации метана, что их собственные обонятельные рецепторы адаптировались к этому смертельно опасному газу и были не способны обнаружить его присутствие в воздухе шахт.[1]

Адаптация к запахам — распространенное явление. Именно она — причина того, что мы не ощущаем объективно существующих запахов собственного тела (напри-

[1] По-видимому, автор заблуждается, говоря о том, что присутствие метана в воздухе можно почувствовать: метан не обладает запахом. (См.: *Каррер П.* Курс органической химии. Л.: ГИХЛ, 1960. С. 37. — *Примеч. пер.*)

мер, так называемого запаха «утреннего дыхания» или запаха пота, хотя аналогичные запахи, исходящие от других людей, могут быть очень неприятны нам). Точно так же мы перестаем воспринимать аромат духов или одеколона вскоре после того, как воспользовались ими, хотя другие люди очень быстро улавливают его. Нескольких минут пребывания на кухне достаточно для того, чтобы на нас больше не действовали запахи пищи, которые казались нам очень сильными в тот момент, когда мы вошли туда. Концентрация пахучих веществ более или менее постоянна, но мы их не замечаем, ибо наша обонятельная система адаптировалась к ним.

Самоадаптация и перекрестная адаптация

Обонятельной адаптации присуща избирательность. В наибольшей степени она проявляется в тех случаях, когда запах, к которому обонятельная система адаптировалась, и стимульные запахи идентичны, т. е. когда имеет место **самоадаптация**. Попросту говоря, продолжительная стимуляция каким-либо одним одорантом делает вас менее чувствительными к нему при повторной стимуляции (т. е. ваш порог возрастает). Адаптация к одному веществу может сказаться также и на чувствительности к другому веществу, близкому к первому по запаху, — этот феномен называется **перекрестной адаптацией**. Степень снижения чувствительности вследствие наступления перекрестной адаптации зависит от того, насколько близки эти два запаха. Так, запах лимона сильнее снижает чувствительность к запаху апельсина (т. е. повышает порог чувствительности), чем запах средства против моли или жженой резины.

В отличие от стимуляции одорантами, понижающей чувствительность обонятельной системы вследствие адаптации, стимуляция воздухом, относительно бедным запахами, повышает ее. Наблюдающееся после стимуляции свежим воздухом снижение порога чувствительности для разных одорантов разное и достигает 25 %. Но поскольку окружающий нас и наполненный запахами воздух играет в их восприятии такую же роль, как слюна — в восприятии вкуса, мы постоянно, хотя бы частично, адаптированы к ним.

Смеси запахов

Одновременная стимуляция двумя различными одорантами, не вступающими друг с другом в химическую реакцию, может привести к нескольким результатам. Вероятность того, что запахи и после смешения будут восприниматься как разные, зависит от того, насколько они отличаются друг от друга. Однако чем более запахи похожи друг на друга, тем вероятнее, что они смешаются и станут восприниматься как некий третий запах. Другой возможный вариант — *маскировка*, который, как правило, реализуется тогда, когда концентрация одного одоранта значительно превышает концентрацию другого. Этот эффект нередко ошибочно называют *деодорированием*. Подлинное деодорирование возможно только тогда, когда молекулы какого-либо пахучего вещества полностью удаляются из вдыхаемого воздуха. Этого можно достичь обработкой воздуха каким-либо адсорбентом, например активированным углем. Разумеется, избавиться от способности воспринимать запахи можно с помощью аносмии, вызванной каким-либо химическим соединением. Например, слабые растворы формальдегида (формалин), испаряясь, вызывают

временную аносмию (Leukel, 1972). Известны также и способы предотвращения попадания в воздух неприятных запахов, именно на этом и основано действие большинства химических компонентов известных всем подмышечных дезодорантов: они ингибируют потоотделение и рост пахучих бактерий.

Обонятельные предпочтения

Не все животные обладают одинаковой обонятельной чувствительностью и не все нуждаются в ней в одинаковой мере, к тому же спектры запахов, к которым чувствительны разные биологические виды, тоже различен. Поскольку обоняние исполняет преимущественно биологическую функцию, ясно, что обонятельные системы животных наиболее чувствительны к тем запахам, которые важны для их выживания.

Обонятельные предпочтения функциональны и адаптивны так же, как и вся обонятельная система вообще, в том смысле, что «любовь или неприязнь к запаху, особенно к запаху пищи, отчасти определяется потребностями организма. Как правило, то, что полезно организму, то и любят» (Moncrieff, 1966, p. 208). Так, запах падали, отвратительный для многих животных, привлекателен для сапрофита. Основываясь на результатах изучения связи обонятельных предпочтений многих индивидуумов, Монкрифф сделал несколько обобщений (Moncrieff, 1966). Использовав в своем исследовании 132 разных одоранта, среди которых были как природные, так и синтетические соединения, автор пришел к выводу о том, что люди отдают предпочтение ароматам цветов и фруктов и одорантам природного происхождения. Второй заслуживающий внимания вывод заключается в том, что обонятельные предпочтения зависят от концентрации. Разбавленные растворы многих химических соединений обладают приятными запахами. Нередко восприятие того или иного одоранта определяется его концентрацией, и по мере ее увеличения приятный запах превращается в неприятный.

Собственный запах как наиболее предпочтительный

Многие индивидуумы отдают явное предпочтение своему собственному запаху. В одном из исследований в качестве стимульного материала использовались мужские нижние рубашки, которые испытуемые носили, не снимая, в течение 48 ч (McBurney et al., 1977). Когда испытуемых попросили определить наиболее приятный для них запах, большинство выбрало именно свой собственный запах, хотя никаких специальных меток на рубашках не было. Это тем более удивительно, что только 25 % испытуемых «узнали» в запахе, который им показался наиболее привлекательным, свой собственный запах.

То, что индивидуумы отдают предпочтение своим собственным запахам, свидетельствует о важной роли, которую играет в определении отношения к запаху *знакомство* с ним. В этом есть определенный смысл, поскольку, судя по всему, наиболее биологически значимы именно те запахи, которые знакомы. На самом деле мы настораживаемся и, возможно, даже приходим в волнение, когда сталкиваемся со странным и незнакомым запахом, в первую очередь это относится к тем запахам, природу и источник которых мы не можем определить (Engen, 1991).

Следует также помнить и о том, что неприятный запах — будь он знакомым или незнакомым — производит мгновенное и почти неизгладимое впечатление. Патолог и эссеист Фрэнк Гонсалес-Крусси весьма выразительно описал это состояние:

> Вы сами знаете, как трудно бывает отделаться от неприятного запаха Он атакует вас в тот момент, когда вы меньше всего ожидаете этого В один прекрасный день вы, как обычно, выходите из дома — и вот он, тут как тут: отвратительный спутник вызывающего омерзение предмета. Невидимый, он витает над разлагающимся трупом животного, куском падали или над кучей экскрементов. Вы бежите прочь от отвратительного зрелища, но это бесполезно запах уже вцепился в вас и не собирается отпускать. Он словно сочится из какого-то невидимого источника. Потому что он... существует сам по себе и обладает такой властью, что способен преследовать вас и изводить, как навязчивая идея (Gonzalez-Crussı, 1989, p 1989)

Идентификация и память на запахи

Человек способен определить источники огромного числа знакомых запахов. Некоторые из этих источников связаны с человеческим телом, и способность идентифицировать их появляется в младенческом возрасте. Так, шестинедельный младенец способен отличить свою мать по запаху (Russell, 1976).

Доказана возможность идентификации пола исключительно на основании запаха пота. Согласно результатам одного исследования, испытуемые по запаху определяли пол человека, носившего в течение 24 ч нижнюю рубашку, не принимавшего в это время душа и не пользовавшегося никакой парфюмерией (Russell, 1976). Известно также, что пол человека можно определить по запаху его руки, притом количество правильных определений составляет более 80 % (Wallace, 1977). Мужчины и женщины, чьи руки использовались в качестве «носителей запахов», за 15 мин до тестирования надевали стерильные, лишенные запахов перчатки, чтобы увеличить потоотделение. Женщины лучше, чем мужчины, определяли пол человека по запаху его руки, что согласуется с данными, рассмотренными выше. Идентифицировать пол можно не только по запаху рук, но и по запаху дыхания (Doty et al., 1982). При выполнении этого теста женщины также допустили меньше ошибок, чем мужчины.

Некоторые люди способны по запаху подмышек определять эмоциональное состояние мужчин и женщин (например, такие чувства, как радость или страх) (Chen & Haviland-Jones, 1999). Подобные наблюдения свидетельствуют о том, что изменение запаха тела человека может быть источником информации об изменении его эмоционального состояния. И эту задачу женщины выполнили лучше мужчин.

Взрослые люди прекрасно справляются с такой задачей, как идентификация знакомых неодушевленных источников сложных запахов. При проведении тестирования (Desor & Beauchamp, 1974) использовалось 64 источника различных запахов (таких, например, как кофе, попкорн, человеческая моча и патока). После непродолжительной тренировки в лаборатории испытуемые идентифицировали их почти безошибочно. То, что тренировка способствует лучшей идентификации запахов, подчеркивает важность научения (Rabin, 1988; Schab, 1991). Интерес представляют и данные о том, что слепые от рождения или рано ослепшие дети в среднем лучше, чем их зрячие сверстники, справляются с определением запахом,

не исключено, что это следствие повышенного внимания слепых к информации, получаемой с помощью других сенсорных систем.

Обобщая результаты изучения идентификации запахов, полученные разными исследователями, Кейн пришел к выводу о том, что успешное определение одоранта зависит от знакомства с ним, установления прочной связи между запахом и его названием и от той помощи, которая оказывается человеку, пытающемуся вспомнить это название в ситуации, когда оно, что называется, «вертится у него на языке» (Cain, 1979; см. также Lawless, 1978; Lawless & Engen, 1977; Lyman & McDaniel, 1990).

Память на запахи и зрительная память

Власть запаха над памятью неоспорима. Думая о своей жизни в Париже, я редко вспоминаю дома, в которых жила, и улицы, по которым ходила. Я вспоминаю запахи. Из кафе, когда я утром проходила мимо его открытой двери, долетал острый запах вина. Думая о кондитерской, за одним из столиков которой я писала свои статьи, я чувствую смешанный аромат закваски, масла, «черепицы»[1] и яблок, и это чувство настолько сильно, что я ощущаю вкус дрожжевого теста во рту и запах холодного уличного воздуха, врывающегося в кондитерскую вместе с разносчиком. Но если вы спросите меня, какого цвета было печенье, я не смогу ответить на ваш вопрос (Amanda Hesser, 2000, p. F1, F10).

Приведенные выше слова журналистки из газеты «Нью-Йорк Таймс», пишущей на гастрономические темы, подчеркивают нашу неординарную способность запоминать запахи, которая временами превосходит зрительную память. Действительно, одной их поразительных особенностей этой способности является то, что хотя в лабораторных условиях в первый момент распознавание и идентификация обонятельных стимулов явно уступают распознаванию и идентификации визуальных стимулов, как запахи, изучаемые в лабораторных условиях, так и **запахи, связанные с определенными эпизодами** (т. е. ассоциирующиеся с реальными житейскими событиями), запоминаются надолго (рис. 18.6). Несмотря на то что лабораторные запахи распознаются гораздо хуже, чем лабораторные визуальные стимулы, они значительно лучше сохраняются в памяти. Когда испытуемым в лабораторных условиях были предъявлены запахи 20 знакомых продуктов, количество правильных идентификаций непосредственно после предъявления составило 70 % (Engen & Ross, 1973). Во время тестирования, проводившегося спустя 1, 7, 30 и 90 дней, около 70 % изначально предъявленных запахов все еще распознавались правильно. Более того, когда примерно 20 % от общего числа испытуемых были протестированы через год, среднее количество правильных ответов составило почти 65 %. Если сопоставить эти данные с результатами аналогичного по своей сути эксперимента, в котором предъявлялись визуальные стимулы (Shepard, 1967), то можно предположить, что «память на запахи» менее подвержена влиянию времени, нежели зрительная память.

Энджен и Росс полагают, что такие визуальные стимулы, как картины, легко распознаются благодаря своим многочисленным отличительным признакам (фор-

[1] Печенье, по форме напоминающее черепицу. — *Примеч. пер.*

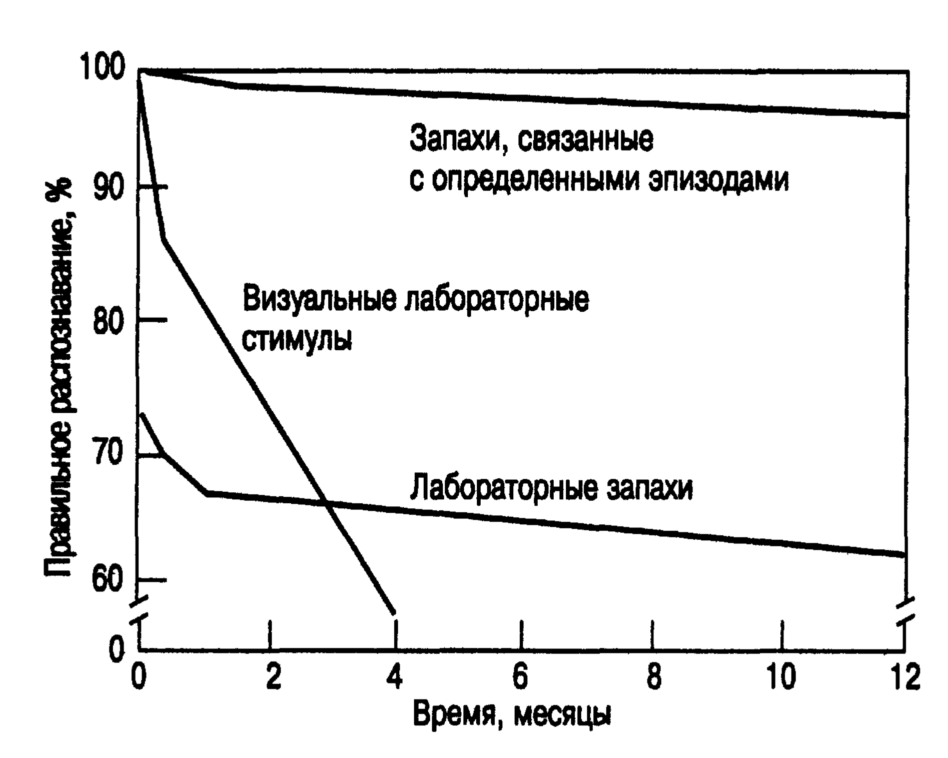


Рис. 18.6. Зависимость правильного распознавания визуальных стимулов, лабораторных запахов и запахов, связанных с определенными эпизодами (запахов, ассоциирующихся с реальными житейскими событиями), от времени

Запахи, связанные с определенными эпизодами, запоминаются очень хорошо. Память о визуальных стимулах, которая вначале столь же крепка, как и память об эпизодических запахах, с течением времени быстро ослабевает. Лабораторные запахи вначале распознаются хуже, чем эпизодические, но хорошо сохраняются в памяти. (*Источники*: Engen, 1987; Engen & Ross, 1973; Shepard, 1967)

ме, цвету, размеру), которые могут быть использованы при запоминании (Engen & Ross, 1973). В отличие от визуальных стимулов запахи «одномерны» и либо вызывают какое-то ощущение, либо нет. А это значит, что принцип «все или ничего», приложимый к кодированию информации о запахах, может оказывать влияние на начальный процесс научения и быть причиной ошибок непосредственно сразу после их предъявления. Однако целостность запахов делает их и более устойчивыми к «выветриванию из памяти»; благодаря этой «унитарности» один запах труднее спутать с другим, а значит, в будущем его легче распознать. Именно поэтому «обонятельная система скорее может быть названа *системой, предназначенной для того, чтобы не забывать*, чем системой, предназначенной для того, чтобы помнить» (Engen et al., 1991). Сказанное прежде всего справедливо по отношению к низшим животным, для которых некоторые запахи (например, запахи, связанные с хищниками и половыми партнерами) играют жизненно важную роль. Следовательно, они должны быстро научиться различать эти запахи, узнавать и прочно запоминать.

Запахи как мнемические признаки стимулов

Запахи могут ассоциироваться с событиями и способствовать их запоминанию. Уникальность этого явления заключается в том, что хотя подобные ассоциации возникают после единичной стимуляции или единичного события, запах, лишь случайно совпавший с событием, даже спустя относительно продолжительный период способен быстро вызвать его в памяти (Schab, 1991).

Эту мысль подтверждают результаты ряда лабораторных исследований. Так, запахи благоприятствуют запоминанию визуальных стимулов (например, фотографий). Иными словами, визуальный стимул, связанный с каким-либо запахом,

легче распознается в присутствии этого запаха (Cann & Ross, 1989). Связь запаха и запоминания облегчает выполнение когнитивных заданий, не связанных с визуальными стимулами. Описан эксперимент, в котором двум группам испытуемых предлагали перечень 40 наиболее распространенных прилагательных (например, «большой», «красивый» и т. д.) и просили составить перечень их антонимов. Во время выполнения этого задания участники эксперимента стимулировались запахом шоколада. На следующий день испытуемых попросили вспомнить как можно больше антонимов, записанных накануне. Одна группа вспоминала «под аккомпанемент» запаха шоколада, вторая — без него. Оказалось, что та группа, которая *и записывала антонимы, и вспоминала* их в присутствии шоколадного аромата, вспомнила гораздо больше антонимов, чем группа, делавшая это без него. Иными словами, обонятельная стимуляция, если она имеет место *как в процессе научения, так и в момент проверки*, «помогает памяти», а это значит, что сопутствующая обонятельная стимуляция может быть полезна для восстановления в памяти определенного события. Следует отметить, что подобное улучшение запоминания не является следствием одной лишь привлекательности запаха шоколада. Аналогичный эффект — облегчение запоминания — наблюдался и тогда, когда в качестве источника запаха вместо шоколада использовалось средство от моли (см. также Herz, 1997).

Связь между запахом и запоминанием может быть использована теми, кто в течение одного периода времени вынужден изучать несколько предметов или несколько тем в рамках одного предмета (например, студентами во время экзаменационной сессии): студент может готовиться к экзаменам «под аккомпанемент» разных запахов. (Разумеется, подбор «своего» запаха для каждого экзамена связан с немалыми трудностями!)

Использование запаха для облегчения запоминания можно рассматривать как уникальный пример *научения, зависящего от состояния* (Eich, 1980; Godden & Baddeley, 1975), т. е. тенденции, в соответствии с которой человек лучше вспоминает изученный материал тогда, когда находится в том же физиологическом или психологическом состоянии, в котором был, когда изучал его. Следовательно, согласно этому тезису, какой бы сенсорный стимул — визуальный, аудиальный и т. д. — ни предъявлялся в процессе научения и потом, когда человеку нужно вспомнить то, чему его учили, этот стимул, выступив в качестве признака, облегчающего процесс вспоминания, повлияет на состояние индивидуума, и он лучше справится со стоящей перед ним задачей. Однако запахи являются более мощными сигналами для памяти, чем стимулы других сенсорных модальностей (Herz & Engen, 1996; Herz, 1998). Это происходит потому, что запах не только способен «подтолкнуть» память, но и вызывает определенную *эмоцию*, что позволяет предположить существование связи между запахами, памятью и эмоциями. К рассмотрению этого предположения мы и переходим.

Запахи и эмоции

Способность запахов вызывать определенные чувства знакома большинству из нас. Так, все мы знаем, как изменяется выражение лица человека, неожиданно ощутившего сильный неприятный запах. По большей части это происходит потому, что обонятельная луковица имеет нейронную связь с *лимбической системой* мозга —

центром, кодирующим информацию об эмоциях, а также центром научения и памяти. Следовательно, такие выражения, как «запах страха», вполне возможно, не просто фигуры речи. Даже Эбинизер Скрудж, знаменитый суровый и отнюдь не сентиментальный персонаж святочного рассказа классика английской литературы Чарльза Диккенса «Рождественская песнь в прозе», опубликованного в 1843 г., был подвержен эмоциональному воздействию запахов: «В воздухе витали тысячи ароматов, каждый из которых ассоциировался с тысячами давным-давно забытых мыслей, надежд, радостей и забот» (Dickens, р. 34).

Пожалуй, наиболее часто для иллюстрации связи между памятью, чувствами и запахами ссылаются на знаменитого французского питателя Марселя Пруста (1871–1922). В начале своего романа «На пути к Сванну» (опубликован в 1913 г., первый том монументального произведения «В поисках утраченного времени») Пруст описывает, как, обмакнув в чай сдобную булочку-мадаленку и почувствовав ее особый запах, герой романа сразу же вспомнил давно забытые чувства и образы, связанные с детством (этот эпизод послужил писателю отправной точкой для всего дальнейшего повествования).

Эмоциональную реакцию способны вызвать даже несильные запахи. Кирк-Смит с коллегами пишут о том, что если незнакомый нейтральный запах, пусть даже очень слабый, оказывается связанным с эмоциональным событием или ситуацией, он в дальнейшем способен вызвать соответствующие чувства и перемену настроения (Kirk-Smith et al., 1983). Связь между запахами и эмоционально переживаемыми событиями может проявляться на подсознательном уровне (Kirk-Smith et al., 1983; Van Toller et al., 1983; Grammar, 1996).

Точно так же запахи, которые преимущественно ассоциируются с приятными и радостными событиями, вызывают положительные эмоции. Например, известно, что именно поэтому в терминалах лондонского аэропорта «Хитроу» с помощью ароматизаторов поддерживается запах сосны (Stoddart, 1997): для большинства людей лес всегда ассоциируется с отдыхом, прогулками, пикниками и другими приятными занятиями.

Запах, исходящий от человека, также может воздействовать на настроение других людей, и это не зависит ни от интенсивности запаха, ни от того, воспринимается ли он как приятный или неприятный. Чен и Хэвиланд-Джонс сообщают о том, что изменению в лучшую сторону настроения испытуемых, находящихся в депрессивном состоянии, больше способствует кратковременная стимуляция запахом пота женщин и более пожилых, чем они сами, людей, нежели мужчин и тех людей, которые моложе их, причем действие запаха не зависит от того, приятен он или неприятен (Chen & Haviland-Jones, 1999).

Представленные выше данные свидетельствуют о том, насколько сильна связь между запахом и памятью, основанной на эмоциях. Запахи пробуждают более эмоциональные воспоминания, нежели иные сенсорные впечатления (например, имена или фотографии) (Herz, 1997; Herz & Cupchik, 1995; Herz & Engen, 1996; Rubin et al., 1984). Доказано, что сильные, эмоционально значимые ассоциации являются причиной не вызывающей сомнений способности многих пробуждаемых запахами воспоминаний сохраняться в течение длительного времени. Иными словами, некоторые запахи надолго сохраняются в памяти отчасти потому, что им сопутству-

ют определенные и значимые чувства, никак не связанные с особенностями запаха как такового.

Независимо от причины нашей прекрасной «памяти на запахи» мы должны признать, что они наряду с эмоциями занимают особое место в памяти. Их способность проникать в наше сознание, даже ошеломлять нас не вызывает сомнения. Желая подчеркнуть мысль о том, что время по-разному влияет на разные сенсорные впечатления, хранимые в нашей памяти, Гонсалес-Крусси находит для этого запоминающиеся слова:

> Когда черты любимого лица утратят четкость, когда уже не удастся восстановить в памяти тембр и модуляции любимого голоса, какое наслаждение открыть флакон и вдохнуть не подверженный времени, сохранившийся неизменным запах. О этот запах человека, навсегда покинувшего нас! (Gonzalez-Crussi, 1989, p. 92).

Психобиологические функции обоняния: феромоны

Несмотря на то что обонятельная система воспринимает биологически полезную информацию, не для всех биологических видов она одинаково важна. Для многих членистоногих и млекопитающих (с точки зрения эволюции стоящих на более низких ступенях, чем приматы), обонятельная система является жизненно важной сенсорной модальностью. С ее помощью представители этих биологических видов воспринимают информацию об источниках запахов — пище, половом партнере и хищнике, претворяя ее в такие конкретные формы поведения, как ориентация в пространстве, сексуальная активность, мечение территории и собственных следов, агрессия и распознавание представителей своего вида. Таким образом, благодаря обонянию для некоторых животных становится возможной некая форма химической коммуникации. В основе одного из способов такой коммуникации лежит использование химических соединений, называемых **феромонами** (от греческих слов *pherein* — «нести», *horman* — «возбуждать»). Феромоны представляют собой химические соединения, вырабатываемые железами или специальными клетками животных и оказывающие влияние на поведение других особей, принадлежащих к тому же виду. В отличие от гормонов, выделяемых железами внутренней секреции непосредственно в кровь и регулирующих обмен веществ внутри организма, феромоны выделяются организмом во внешнюю среду через специализированные кожные железы, с мочой или со слюной и регулируют поведение или физиологию животных-реципиентов, принадлежащих к тому же биологическому виду, что и донор.

Феромоны-релизеры и феромоны-праймеры

На поведение млекопитающих животных, и в первую очередь на их брачное и репродуктивное поведение, оказывают влияние феромоны двух типов — *феромоны-релизеры*[1] и *феромоны-праймеры* (Azer, 1998). **Феромоны-релизеры** вызывают немедленные и определенные действия. Знакомый всем владельцам собак повышенный и совершенно определенный интерес кобеля к суке во время ее течки обусловлен именно действием феромона-релизера. Соединение, играющее роль такого

---

[1] Релизеры — стимулы, вызывающие осуществление инстинктивных действий. — *Примеч. науч. ред.*

феромона, найдено в вагинальных выделениях сук в период течки, или эструса (краткого периода половой активности самок млекопитающих, во время которого в половых органах созревают яйцеклетки и организм подготовлен к оплодотворению). Когда на гениталии беременных сук или сук, не имеющих в данный момент течки, наносилось небольшое количество этого феромона, находившиеся поблизости кобели приходили в возбужденное состояние и затевали «брачные игры» (Goodwin et al., 1979). Известно, что брачное поведение многих насекомых также основано на обонятельном восприятии феромона-релизера, и для контроля над их популяцией нередко используются синтетические аналоги природных феромонов (Linn et al., 1987; Silverstein, 1981). Феромоны-стимулы используются некоторыми насекомыми и для группирования. Например, рабочие пчелы, найдя источник пищи, испускают запах, привлекающий других пчел. С помощью химических сигналов насекомые также распознают свои колонии.

Действие **феромонов-праймеров** основано на том, что они вызывают состояние восприимчивости, сохраняющееся длительное время, или физиологическое изменение (как правило, гормональное), например влияют на эструс-цикл самок. Существование феромонов, вырабатываемых экзокринными железами мышей и влияющих на гормональную активность, эструс-цикл, а следовательно, и на репродуктивную физиологию и репродуктивное поведение других мышей, доказано несколькими исследователями, которым удалось выделить их (см., например, McClintock, 1984). Кроме того, установлено, что после удаления обонятельной луковицы (т. е. утраты способности воспринимать запахи) у мышей не только разрушается эструс-цикл, но и пропадает материнский инстинкт у тех из них, кто вскармливает потомство (Gandelman et al., 1971). Удаление обонятельной луковицы у самцов-хомяков приводит к тому, что они перестают участвовать в брачных играх (Murpy & Schneider, 1969, Johnson, 1986). Вообще, независимо от того, каким именно способом грызуны были лишены возможности воспринимать запахи — удалением ли обонятельной луковицы или перерезанием обонятельного нерва, они утрачивают сексуальную активность.

Для многих млекопитающих обладание определенным запахом — необходимое условие репродуктивного поведения. Некоторые феромоны действуют весьма специфическим образом. Известно, например, что феромоны-стимулы, содержащиеся в слюне кабана, иммобилизуют самку, находящуюся в состоянии эструса, и во время спаривания она стоит неподвижно. В состоянии полового возбуждения кабан выделяет огромное количество слюны, обладающей специфическим запахом, так называемым «свинским запахом вожделения» (Patterson, 1968; Berry et al., 1971). Характерная для спаривания свиней неподвижная поза самки в состоянии эструса обусловлена ее реакцией на феромон, присутствующий в слюне кабана.

Метка территории и запах следа. Многие млекопитающие используют феромоны для обозначения границ территории обитания, оставляя пахучие знаки и следы. Знакомый всем пример — собака, активно обнюхивающая землю и беспрерывно «поднимающая лапу» (моча содержит феромон). Известны и другие способы мечения территории с помощью пахучих отметок. Например, у самок северного оленя железы, выделяющие пахучий секрет, находятся позади передней части копыта, что позволяет им оставлять имеющие «сырный» запах следы для особей, вхо-

дящих в их стадо (Gibbons, 1986). У зайцев железы, секрет которых используется для ольфакторной метки территории, находятся вблизи подбородка и ануса, а у слонов — возле виска.

Изучая ольфакторную маркировку, Джонстон и его коллеги обнаружили, что хомяки (Johnston, 1994, 1998; Johnston & Bhorade, 1998) и полевки (Johnston et al., 1997a,b) не только оставляют пахучие следы, играющие роль сигналов в химической коммуникации, но и способны анализировать и оценивать «обонятельную» историю содержащих феромоны меток, находящихся на территории их обитания. Так, если хомяки и полевки сталкиваются с многочисленными запахами, оставленными другими представителями этих биологических видов, они способны выделить тот, который находится «поверх» остальных, т. е. самый свежий запах.

Возможно, вам доводилось видеть, как муравьи перемещаются по одному следу от муравейника к источнику пищи и обратно. Это происходит потому, что у многих их видов рабочие муравьи «маркируют» с помощью феромонов этот маршрут для других особей своей колонии. Известно также, что некоторые рабочие муравьи, возвращаясь с добычей в муравейник, не только оставляют для своих «сородичей» пахучие следы, но и, постукивая по ним своими тоненькими усиками, сообщают им о количестве пищи (Galluscio, 1990). Не исключено, что количество муравьев, которые «рекрутируются» для следования по отмеченному феромоном пути, зависит от интенсивности и продолжительности этого постукивания. У некоторых видов муравьев рабочие особи «призывают» других членов колонии к сбору пищи испусканием из железы, расположенной на животе, специального «феромона рекрутирования» (Holldobler & Wilson, 1990). Интенсивность химического следа, оставленного муравьями, также определяется количеством пищи. Так, когда источник иссякает, возвращающиеся муравьи перестают оставлять ольфакторный след.

Феромоны тревоги. Известен также и класс феромонов, сигнализирующих об опасности, — **феромоны тревоги**. Исследователи Валента и Ригби выработали у подопытных крыс устойчивый условный рефлекс — приучили их нажимать на щеколду (Valenta & Rigby, 1968). Когда в клетку, в которой содержались эти животные, впускали воздух из другой клетки, в которой содержались крысы, испытавшие воздействие стрессовой ситуации (электрический шок), они утрачивали свой условный рефлекс. Ничего подобного не происходило, когда в клетку с «обученными» крысами впускали воздух из клетки, в которой жили животные, не испытавшие стрессовой ситуации. По мнению авторов исследования, воздействие электрического тока привело к выделению крысами определенного вещества — феромона тревоги, которое и привело к утрате обученными крысами их условного рефлекса (см. также: Fanselow, 1985).

Феромоны приматов. Роль феромонов в жизни приматов неясна, но есть основания полагать, что некоторые низшие приматы используют феромоны как для ольфакторного мечения территории, так и в качестве половых аттрактантов. Что же касается высших приматов, то их сексуальная активность частично определяется феромонами. Авторы одного из исследований установили, что самец макаки-резус, сознательно временно лишенный экспериментаторами способности воспринимать запахи, не проявлял никакого интереса к самкам в состоянии эструса до тех

пор, пока функция обонятельной системы не была восстановлена (Michael & Keverne, 1968). Кроме того, самцы с нормальным обонянием активнее реагировали на самок, которым вводился половой гормон, чем на самок, которые не получали его. Хотя эти данные и позволяют предположить, что в сексуальном поведении приматов определенную роль играет вагинальный феромон, зависящий от гормональной насыщенности организма самки, существует также и доказательство того, что обнаружение самцом феромонов самки не является необходимым условием копулятивного поведения приматов (Goldfoot et al., 1978).

Хотя феромоны, возможно, и не столь важны для размножения приматов, как визуальные или некоторые поведенческие признаки, в некоторых условиях они помогают самцам распознавать готовых к оплодотворению самок, увеличивая тем самым вероятность появления потомства (Rogel, 1978).

Вомероназальная система

Прежде чем завершить обсуждение вопроса о хемокоммуникации в животном мире, следует отметить, что обоняние (делающее возможным восприятие летучих одорантов) — не единственная сенсорная модальность, используемая для обнаружения во внешней среде информативных веществ, принадлежащих по своей природе к разряду феромонов. Система восприятия химической информации, называемая **вомероназальной системой** (*vomeronasal system*), представляет собой специализированную сенсорную модальность, предназначенную для восприятия относительно нелетучих веществ, которые имеют крупные молекулы и в большинстве случаев вызывают определенные ощущения только в результате прямого физического контакта, например когда их пробуют на вкус. Вомероназальный орган, как правило, формируется параллельно с органом обоняния и у большинства животных располагается во рту, над твердым нёбом. К числу эффективных стимулов вомероназальной системы могут принадлежать феромоны, вызывающие агрессию, влияющие на гормональные изменения и овуляционные циклы самок, а также на некоторые аспекты брачного поведения и репродукции (Wysocki & Meredith, 1987). Джонсон полагает, что в восприятии сложных феромонов, состоящих из летучих и нелетучих химических соединений, участвует одновременно и обонятельная, и вомероназальная система (Johnson, 1998).

Хотя хемокоммуникация с участием вомероназальной системы более свойственна представителям животного мира, имеются доказательства того, что взрослые люди тоже имеют вомероназальный орган, располагающийся вблизи основания носовой перегородки (Monti-Bloch et al., 1994). Однако вопрос о назначении этого органа и о его функциональной роли остается открытым.

Феромоны человека

На вопрос о том, существуют ли феромоны у человека, до сих пор нет однозначного ответа, однако некоторые предположения и соображения по этому поводу уже высказаны. Как отмечалось выше, некоторые факты свидетельствуют в пользу того, что обонятельные стимулы способствуют правильной идентификации пола (Russell, 1976), а возможно, и некоторых эмоциональных состояний (Chen & Haviland-Jones, 1999). Согласно упомянутой выше работе Расселла (Russel, 1976), подавля-

ющее большинство его испытуемых по запаху белья правильно определяли пол тех, кто носил его. Кроме того, запах мужского белья характеризовался испытуемыми как «мускусный», а женского — как «сладкий».

Некоторые косвенные сведения получены из прикладной химии и химической технологии. Некоторые феромоны млекопитающих используются в парфюмерии, например циветон, выделяемый из анального гландулярного кармана цивет (самцов и самок) — ведущих ночной образ жизни представителей семейства кошачьих, обитающих в Африке и в Азии, а также мускус (секрет расположенной на животе пахучей железы кабарги). В естественных условиях и циветон, и мускус используются их донорами для ольфакторного мечения территории и в качестве половых аттрактантов.

Складывается такое впечатление, что запахи половых аттрактантов низших млекопитающих в известной мере привлекательны и для человека, и эти соединения используются не только с чисто утилитарной целью — для расширения ассортимента наиболее ценных компонентов парфюмерной промышленности. Выше мы отмечали, что чувствительность женщин к экзалтолиду, аналогичному по запаху и химическому строению мускону — половому аттрактанту млекопитающих (Good et al., 1976), зависит от периода репродуктивного цикла. К тому же его мускусный запах приятен женщинам и нравится им. Известно, что для характеристики запаха экзалтолида чаще всего использовались прилагательное «сладкий» и сравнение «как духи» (Vierling & Rock, 1967). Определенное отношение к обсуждаемому вопросу имеет также и то, что аналогичное по строению соединение с резким мускусным запахом обнаружено в моче человека, причем его содержание в моче взрослых мужчин примерно в два раза выше, чем в моче взрослых женщин (Vierling & Rock, 1967). Можно предположить, что экзалтолид выступает в роли сексуально релевантного человеческого феромона. Также было высказано предположение, что, возможно, роль феромона человека играют и летучие жирные кислоты, входящие в состав женского вагинального секрета и аналогичные соединениям, являющимся для низших животных половыми аттрактантами (Michael et al., 1974).

Судя по всему, человек обладает и гландулярным, и прочими механизмами, необходимыми для передачи химических сигналов для хемокоммуникации. Человек имеет большое количество апокринных желез, — особенно в частях тела, покрытых волосами (например, в подмышечных впадинах), — которые вместе с потом выделяют и одоранты. Если в первый момент выделения этих желез имеют приятный мускусный аромат, то как только за них «принимаются» бактерии, они приобретают отвратительный запах тухлятины. Более того, химический состав пота зависит от эмоционального состояния человека и, возможно, от состояния его психики. Известно, например, что пот шизофреников имеет специфический кислый запах, и идентифицировано вещество, определяющее его (Smith et al., 1969).

Феромоны и менструальная синхронность: эффект Мак-Клинтока. В 1971 г., изучая женщин, студенток колледжа, живущих в общежитии, Мак-Клинток пришел к выводу о синхронности менструальных циклов близких подруг и соседок по комнате (McClintok, 1971). Этот феномен часто называют **эффектом Мак-Клинтока**. Решающую роль в возникновении подобной синхронности играет то, что женщины постоянно общаются друг с другом и всегда находятся рядом. Дальнейшие

исследования этого феномена показали, что принципиальное значение для достижения синхронности имеет образ жизни женщин, то, насколько тесно они контактируют друг с другом (Graham & McGrew, 1980; Quadagno et al., 1981). Количество или характер социальных контактов с мужчинами никак не влияет на менструальную синхронность. Одно из объяснений этих данных заключается в том, что механизм, лежащий в основе менструальной синхронности (эффекта Мак-Клинтока), по своей природе феромональный. Имеются данные о том, что секрет подмышечной железы — это именно то химическое соединение, которое через обоняние создает менструальную синхронность. Расселл с соавторами (Russell et al., 1980) и Прети с соавторами (Preti et al., 1986) установили, что если женщинам-реципиентам трижды в неделю смазывать верхнюю губу секретом подмышечных желез женщин-доноров, то через 3–5 циклов первые начинают менструировать синхронно со вторыми (известно, что феромон человека регулирует время наступления овуляции; см. Stern & McClintock, 1998).

Другой фактор, способным влиять на время наступления и продолжительность менструации у женщин, — секрет подмышечных желез мужчин. Используя методику, аналогичную той, которая была использована в описанном выше исследовании, Катлер с соавторами (Cutler et al., 1986) изучили влияние этого секрета на женщин в возрасте от 19 до 30 лет с нарушениями менструального цикла (менструальные циклы этих женщин продолжались либо менее 26, либо более 32 дней). После того как в течение 14 недель их верхние губы регулярно смазывали секретом подмышечных желез гетеросексуальных мужчин-доноров, количество аномальных по продолжительности циклов уменьшилось. Следовательно, можно говорить о том, что и у человека некий химический сигнал от особи мужского пола, который предназначен для восприятия особью женского пола только во время коитуса, в известной мере способен оказывать некое регулирующее воздействие на репродуктивную физиологию особи женского пола (см. также: Grammar, 1996; Holden, 1996).

Какую адаптивную пользу могут извлечь приматы из синхронизации менструальных циклов и одновременной овуляции? Согласно некоторым данным (Smith, 1989), самки с регулярными менструальными циклами более плодовиты чем те, чьи менструальные циклы нерегулярны. Следовательно, химические сигналы, способствующие репродукции тем, что регулируют время наступления овуляции через менструальную синхронизацию, способны увеличить шансы на то, что совокупление завершится зачатием. С другой стороны, поскольку синхронные менструальные циклы и одновременная овуляция служат сигналом для синхронизации брачных игр, зачатий и рождений детенышей (в пределах определенной группы), можно рассчитывать на получение более многочисленного и более здорового потомства, поскольку самки вместе исполняют материнские обязанности.

Вопрос о том, являются ли обычные летучие выделения подмышечных желез или гениталиев половыми аттрактантами как для мужчин, так и для женщин, пока что не имеет однозначного ответа. Хотя то, что женщины, постоянно и тесно общающиеся друг с другом, по прошествии какого-то времени начинают менструировать синхронно благодаря обмену химическими сигналами, и считается общепринятым фактом, однако и он был подвергнут сомнению по причинам методологического характера (Wilson, 1992). Но если окажется, что естественные, присущие телу

одоранты действительно играют какую-то роль в физиологии человека и/или в его сексуальном поведении, то популярности и широкому использованию дезодорантов в качестве средств личной гигиены в нашем обществе, которое многими другими способами подчеркивает сексуальную привлекательность, будет брошен вызов.

Хотя сама мысль о существовании феромонов человека и представляется заманчивой, существующие доказательства ее справедливости умозрительные и по большей части косвенные. Более того, приобретенная человеком в ходе эволюции замечательная способность объяснять словами свои поступки и выражать свои чувства сделала коммуникацию с помощью запахов менее нужной. К тому же огромная исследовательская литература, посвященная системам химической коммуникации и феромонам, по крайней мере литература о биологических видах, стоящих на эволюционной лестнице ниже приматов, свидетельствует о значительном влиянии обонятельной системы на поведение.

Тригеминальная хеморецепция

Вкусовая и обонятельная система — не единственные сенсорные модальности, предназначенные для восприятия присутствующих во внешней среде химических стимулов. Помимо них существует еще и так называемая **общая система чувствительности к воздействию химических раздражителей** (*common chemical sense*), или тригеминальная хеморецепция, стимуляция которой является результатом воздействия таких специфических раздражителей, как, например, аммиак, перец или горчица, на слизистые оболочки носа, рта, глаз, дыхательных путей, ануса и гениталий.

Основной нейронной структурой, передающей в область головы сигнал, который возникает под воздействием химических раздражителей, является **тройничный нерв** (пятый черепной нерв). Волокна тройничного нерва образуют *свободные нервные окончания*, которые иннервируют бóльшую часть слизистой оболочки головы, включая слизистые оболочки носа, рта глаз. Свободные нервные окончания передают информацию о химических стимулах, вызывающих раздражение или боль, тройничному нерву, который заканчивается в тройничном ядре ствола мозга (Silver & Finger, 1991).

Тригеминальная хеморецепция играет роль детектора раздражителей, или **хемоноцицептора** (Silver, 1987; Silver & Maruniak, 1981). Следовательно, в качестве одной из форм рецепции боли она защищает организм от потенциально вредных химических веществ. Стимуляция рецепторов этой сенсорной модальности химическими раздражителями вызывает «запуск» большого числа различных физиологических рефлексов, благодаря которым токсичный препарат удаляется из глаз, носа и рта и предотвращается его проникновение в организм. Стимуляция тригеминальной хеморецепции, и прежде всего стимуляция слизистых оболочек носа, вызывает сильнейшую рефлекторную реакцию организма, нередко сочетающуюся с такими проявлениями отторжения стимула и реакции избегания, как кашель, чихание, слезы, ослабленное дыхание и даже спазм дыхательных путей. Разумеется, рефлексивность и резко выбрасываемый из организма воздух — чихание — возможны не только при вдыхании химических раздражителей. Некоторым людям присуща имеющая генетическую основу особенность, которая проявляется в том,

что они начинают чихать на ярком свету, например при одном лишь взгляде на солнце. Ученые присвоили этому явлению труднопроизносимое название — *ACHOO* (акроним от *autosomal dominant compelling helio-opthalmic outburs* — «генетически детерминированный непреодолимый гелио-глазной взрыв»), однако, как отмечает писательница Диана Акерман, знающая по собственному опыту, что это такое, его вполне можно называть «АПЧХИ» (Ackerman, 1990).

Стимуляция химическими раздражителями тригеминальных рецепторов полости рта тоже сопровождается проявлением всех симптомов, свойственных реакции отторжения организмом токсина: обильного слюноотделения и обильных выделений из носа, слез, потения головы и шеи, общей дилятации (расширения сосудов) и, как ее следствия, покраснения лица, верхней части туловища и конъюнктивы — соединительной оболочки глаз. Обильное потоотделение (его называют «потением дегустатора») и слюноотделение, сопровождающие стимуляцию тригеминальных рецепторов полости рта, тем интенсивнее, чем активнее химический стимул.

Восприятие посредством тригеминальной хеморецепции качественно отличается от восприятия вкуса и запаха. Известно, например, что люди, страдающие аносмией, способны распознавать некоторые газообразные токсичные химикалии (Doty et al., 1978; Mason & Silver, 1983). Иными словами, они скорее распознают эти соединения на основании вызываемого ими раздражения, а не на основании их запахов.

Стимулы системы восприятия химических раздражителей

Чтобы система восприятия химических раздражителей «сработала», концентрация химического соединения должна быть относительно высокой (выше, чем его обонятельный порог; см. Prah & Benignus, 1984). Чтобы «добраться» до свободных нервных окончаний, химическое соединение должно быть также водо- и липидорастворимым (жирорастворимым). К числу эффективных стимулов для тригеминальной стимуляции полости носа принадлежат острые специи и химические соединения, содержащиеся в некоторых овощах, например в луке; вещества, которые раздражают глаза и вызывают слезоотделение (так называемые лакриматоры); вещества, вызывающие чихание; табачный дым и аммиак и вещества, раздражающие кожу (Silver, 1987).

Тригеминальные рецепторы полости рта особенно чувствительны к таким острым специям, как красный (стручковый) и черный перец, имбирь, горчица, гвоздика, хрен и васаби (*wasabi*) — популярная в Японии пряность, и к некоторым химическим соединениям, например к ментолу, который, конечно же, вызывает ощущение холода. Благодаря своему уникальному воздействию на тригеминальную хеморецепцию красный, или стручковый, перец и его действующее начало — *капсаицин* подверглись детальному изучению и заслуживают более подробного рассказа.

Капсаицин. Одним из наиболее изученных и активных химических раздражителей тригеминальной хеморецепции является **капсаицин** — действующее начало красного, или стручкового, перца (его название произошло от названия рода полукустарников — *капсикум*, к которым принадлежит перец). Полагают, что основная информация о том, что рецепторы тройничного нерва являются хемоноцицепто-

рами, т. е. рецепторами боли, вызванной химическими раздражителями, получена в результате исследований, проведенных с использованием капсаицина (Silver & Finger, 1991). Капсаицин раздражает рецепторы, иннервируемые тройничным нервом, и вызывает сильнейшее ощущение жжения (Caterina et al., 1999, 2000; Vogel, 2000). Чтобы самому убедиться в этом, достаточно взять в рот буквально ничтожное количество красного перца. В свое время была предпринята попытка количественно оценить ощущение жжения, вызываемого капсаицином. В 1912 г. фармаколог Уилбур Сковилл (Scoville) разработал способ оценки количества капсаицина в перце, основанный на изменении количества воды, необходимого для полного избавления от чувства жжения. Проанализированные таким методом образцы оцениваются в тепловых единицах Сковилла. Например, содержание капсаицина в перце *jalapeno* эквивалентно 5000 единиц, а в кайенском перце и в перце *tabasco* его содержание колеблется от 30 000 до 50 000 единиц. Самый жгучий из всех — красный перец *savina habanero*, содержание капсаицина в котором составляет 500 000 единиц!

Ощущение жжения во рту вызывает даже такой разбавленный раствор капсаицина, как раствор, в котором на миллион частей воды содержится от 1 до 2 частей капсаицина (Lawless, 1987). Однако с течением времени повторяющиеся стимуляции капсаицином делают людей относительно нечувствительными к боли, вызываемой химическими раздражителями, и порог чувствительности к химическому раздражению возрастает (Green, 1989, 1991). Изучение адаптации к капсаицину, который ежедневно наносили на язык испытуемых, показало, что хотя в первый день люди адаптировались к нему лишь в очень небольшой степени, в течение пяти дней чувствительность к капсаицину планомерно снижалась и в конце эксперимента была заметно ниже, чем в начале (McBurney et al., 1997).

Регулярное потребление капсаицина вполне может не только снизить чувствительность хемоноцицепторов, но повредить или даже разрушить их. Именно этим и объясняется тот факт, что люди, постоянно употребляющие в пищу красный перец, не так остро реагируют даже на его значительные концентрации, как случайные «дегустаторы» (Lawless, 1987; Lawless et al., 1985). Практический совет тому, кто впервые попробует красный перец: если вы почувствуете потребность уменьшить чувство жжения во рту, не полагайтесь на воду. Она не причинит вам вреда, но и не поможет. Облегчение могут принести холодные алкогольные напитки, молоко или йогурт. Некоторые рекомендуют съесть какой-нибудь «адсорбент» — пищу, в которой много крахмала, например рис или хлеб.

Интересно отметить, что капсаицин раздражает не только тригеминальные рецепторы носа и рта, т. е. он стимулирует не только волокна тройничного нерва. Капсаицин воздействует и на кожу, вызывая ее покраснение и сильное чувство жжения. Однако, как и рецепторы тройничного нерва, кожные рецепторы адаптируются к капсаицину, и его повторное использование не вызывает ни чувства жжения, ни покраснения. Более того, адаптация к капсаицину снижает чувствительность кожи к другим формам болезненной стимуляции (Lynn, 1990; Mantyh & Hunt, 1998). Способность капсаицина оказывать анальгетическое действие (т. е. утолять боль) используется во многих популярных мазях, используемых при мышечных травмах и ушибах (примером может служить *Heet* — «Тепло» — мазь, состоящая преимущественно из капсаицина).

Привлекательность раздражающих химических стимулов

Завершая обсуждение тригеминальной хеморецепции, остановимся на одном интересном аспекте как назальной, так и оральной стимуляции. Нередко случается так, что со временем человек меняет свое отношение к тем специям, приправам и напиткам, которые поначалу отвергал, потому что они казались ему раздражающими и вызывали у него отвращение. Знакомыми примерами являются перец, горчица, хрен, кэрри,[1] имбирь, уксус, табак и газированные напитки. То обстоятельство, что дети, подростки и взрослые, имеющие небольшой гастрономический опыт, как правило, попробовав перечисленные выше продукты, находят их отвратительными именно из-за их способности раздражать полость рта и носа, отказываются их есть и избегают их, свидетельствует о том, что их неприятие дано человеку от рождения. Однако к зрелому возрасту многие индивидуумы приобретают явную склонность к одному из этих отталкивающих продуктов. В отличие от человека, животные не изменяют своему отвращению к пище, содержащей химические раздражители: все попытки превратить отвергаемую животным пищу в пищу, которую оно стало бы есть, несмотря на большое количество различных методов научения, оказались безуспешными (Rosin et al., 1979).

Лолесс полагает, что раздражающие стимулы тригеминальной хеморецепции взаимодействуют с вкусовыми ощущениями, и в первую очередь с горьким и кислым вкусом (Lawless, 1987). Не исключено, что способность некоторых из этих веществ вызывать раздражение является для человека источником некоего разнообразия, а потому делает пищу более аппетитной. Следовательно, небольшое раздражение, вносимое этими веществами, может влиять и на вкус, и на запах пищи, внося определенную «живость» или небольшую остроту в то общее сенсорное впечатление, которое она производит. Более того, такие специи, как красный перец, могут способствовать пищеварению: они заметно увеличивают слюноотделение и активизируют кишечник, т. е. в конечном итоге готовят желудок к приему и перевариванию пищи.

Альтернативное, более экологически ориентированное объяснение тяги или терпимого отношения человека к раздражающим веществам, стимулирующим тригеминальную хеморецепцию, основано на пользе, которую приносят эти вещества (Billing & Sherman, 1998). Авторы полагают: поскольку многие из этих специй и пряностей (и в первую очередь те из них, которые произрастают в жарком или в тропическом климате) либо подавляют, либо уничтожают микроорганизмы, вызывающие порчу пищевых продуктов, например бактерии и грибковую плесень, то это значит, что их употребление в пищу имеет адаптивную ценность. Иными словами, польза, которую приносят эти вещества, связана с их антимикробной активностью: они замедляют рост болезнетворных микроорганизмов в скоропортящихся продуктах питания, «а потому люди, которым их ароматы доставляют удовольствие, не болеют, живут долго и имеют здоровое потомство» (Billing & Sherman, 1998, p. 3).

[1] Приправа из куркумого корня, чеснока и разных пряностей. — *Примеч пер.*

Выводы

Эта глава посвящена восприятию запахов, или обонянию. Хотя обоняние и не обязательное условие выживания человека, для многих видов оно служит источником жизненно важной, биологически релевантной информации.

Чтобы вещество могло сыграть роль стимула обонятельной системы, оно должно быть летучим, а также водо- и липидорастворимым. Как правило, естественные, встречающиеся в природе стимулы обонятельной системы — это органические вещества, представляющие собой смеси органических соединений. Вопрос о специфичности запахов был обсужден вместе с вопросом о разных формах избирательной аносмии. Мы пришли к выводу о том, что первичных запахов нет и этим обонятельная система отличается от системы восприятия вкуса.

Мы рассказали об анатомии и физиологии обонятельной системы, а также о роли обонятельного эпителия и обонятельной луковицы в обработке информации о запахах. Мы узнали, что обонятельные клетки играют двоякую роль: будучи рецепторами запахов, они также являются и проводниками нервного возбуждения. Мы также отметили, что дендритные узелки и реснички обонятельных клеток представляют собой структуры, участвующие в трансдукции на ее ранней стадии. Что же касается связи между обонянием и мозгом, то было сказано, что обонятельная луковица посылает часть нейронных сигналов в таламус, откуда они поступают в лобную долю коры головного мозга, а часть — в лимбическую систему.

Затем мы рассмотрели нейронное кодирование обонятельной стимуляции и отметили, что увеличение концентрации пахучего стимула (одоранта) приводит к увеличению нейронной активности. Что же касается селективности обонятельных клеток, то было сказано, что у них «специализация» отсутствует: различным запахам не соответствуют специализированные клетки. Различным запахам соответствуют различные пространственные и временны́е паттерны нейронной активности многих обонятельных рецепторов, отличающихся друг от друга по своей чувствительности. А это значит, что один и тот же обонятельный рецептор может быть активирован совершенно разными запахами. Была рассмотрена схема кодирования различных запахов, основанного на нейронной активности группы обонятельных рецепторов.

Затем мы рассказали об аномалиях обонятельной системы. Их основными причинами являются нарушения транспорта пахучих молекул к обонятельному эпителию и сенсонейронная дисфункция последнего. К аномалиям обонятельной системы относятся аносмия, гипосмия, гиперосмия, дизосмия (паросмия) и фантосмия. Среди возможных причин дисфункции обонятельной системы названы травмы, заболевания и общее старение организма. Мы также кратко рассказали о том, какие характерные запахи сопутствуют тем или иным недугам.

Что же касается порогов обонятельной чувствительности, то для обнаружения одоранта достаточно чрезвычайно низкой концентрации. Мы рассказали о влиянии на порог обонятельной чувствительности пола и возраста и отметили, что женщины более, чем мужчины, чувствительны к запахам вообще и к запахам, аналогичным аромату мускуса, в частности, к запаху экзалтолида. Женщины лучше, чем мужчины, идентифицируют запахи. У пожилых людей порог обонятельной

чувствительности значительно выше, чем у молодых, однако этим не ограничивается влияние старения на обоняние: пожилые люди не только менее чувствительны к запахам, чем молодые, но и подвержены такой серьезной дисфункции обонятельной системы, как аносмия.

Обоняние — динамичное ощущение, подверженное (вследствие взаимодействия разных запахов) влиянию такого явления, как адаптация (а также самоадаптация и перекрестная адаптация).

Мы обобщили некоторые данные об обонятельных предпочтениях, что позволило сделать несколько выводов общего характера. Например, обонятельные предпочтения данного биологического вида отчасти определяются теми запахами, которые имеют для него жизненно важное значение. Кроме того, люди предпочтают ароматы цветов и фруктов, особенно когда они присутствуют в средних или совсем незначительных концентрациях. Есть также свидетельства в пользу того, что человек всем прочим запахам предпочитают свой собственный.

Затем мы рассказали о распознавании запахов и о памяти на запахи. По запаху пота люди способны не только идентифицировать свою собственную одежду, но и при предъявлении им чужой одежды определять пол носившего ее человека. Запахи запоминается очень надолго, они сохраняются в памяти дольше, чем визуальные стимулы. Более того, при соответствующих обстоятельствах запахи, связанные с какими-либо событиями или объектами, прекрасно активизируют память.

Обсуждая вопрос о связи межу запахами и эмоциями, мы обратили основное внимание на память. Мы пришли к выводу, что некоторые запахи прочно сохраняются в памяти прежде всего благодаря ассоциациям с определенными эмоциями и тому, что они оказались «вплетенными» в эмоциональный контекст.

Мы рассказали и об обонятельной химической коммуникации с помощью феромонов. Феромоны — это химические соединения, вырабатываемые специальными железами животных-доноров и выбрасываемые ими во внешнюю среду; эти соединения способны вызвать определенную поведенческую или физиологическую реакцию у животных-реципиентов, принадлежащих к тому же биологическому виду. Феромональная коммуникация свойственна многим видам, включая и приматов, но вопрос о существовании феромонов человека остается открытым. Тем не менее результаты некоторых исследований свидетельствуют о том, что секрет подмышечных желез мужчин и женщин влияет на менструальный цикл женщин.

Завершая главу, мы рассказали об общей системе чувствительности к воздействию химических раздражителей, иначе называемой тригеминальной хеморецепцией. Эта сенсорная модальность, отличающаяся как от системы восприятия вкуса, так и от обонятельной системы, стимулируется в результате воздействия химических раздражителей на слизистые оболочки (прежде всего — на слизистые оболочки носа и рта), иннервируемые свободными нервными окончаниями тройничного нерва. Высказано предположение, суть которого заключается в том, что тригеминальная система играет роль некоего детектора раздражителя, или хемоноцицептора, защищающего индивидуума от потенциально вредных химических соединений. Однако небольшое раздражение, вызываемое в полости рта такими несильными раздражителями, как горчица и подобные ей специи и приправы, судя по всему, улучшает вкус пищи и доставляет людям удовольствие.

Ключевые слова

Аносмия
Вомероназальная система
Запахи, связанные с определенными эпизодами
Избирательная аносмия
Капсаицин
Клубочек
Обоняние
Обонятельная адаптация
Обонятельная луковица
Обонятельные клетки
Обонятельные реснички
Обонятельный эпителий (слизистая оболочка)
Общая система чувствительности к воздействию химических раздражителей, или тригеминальная хеморецепция
Перекрестная адаптация
Самоадаптация
Стереохимическая теория обоняния
Тройничный нерв
Феромоны
Феромоны-праймеры
Феромоны-релизеры
Хемоноцицептор
Экзалтолид
Эффект Мак-Клинтока

Вопросы для проверки усвоения материала

1. Расскажите о функциональном значении обонятельной системы для разных биологических видов.
2. Какие требования предъявляются к обонятельным стимулам? Каковы природные источники одорантов?
3. Что вам известно о классификации запахов? Расскажите об обонятельной призме Хеннинга, о стереохимической теории и о разных формах избирательной аносмии.
4. Расскажите об основных структурных компонентах обонятельного эпителия. Какие из них являются рецепторами одорантов?
5. Какие аномалии обонятельной системы вам известны? Расскажите о том, как болезни влияют на запах тела. Какую роль играет этот запах в медицинской диагностике?
6. Как обонятельная система кодирует информацию о природе и интенсивности запаха? Расскажите о связи между природой запаха и паттерном активности группы рецепторных клеток. Каким образом один и тот же рецептор может участвовать в восприятии разных запахов? Почему это возможно?
7. Расскажите о порогах обонятельной чувствительности, обратив особое внимание на чувствительность к таким веществам, как меркаптаны и экзалтолид. Как пол человека влияет на его обонятельную чувствительность и пороговые концентрации одорантов?
8. Что такое самоадаптация и перекрестная адаптация? Можно ли, используя различные дезодоранты, избавиться от нежелательного запаха?
9. Какие факторы определяют обонятельные предпочтения или оказывают на них заметное влияние?

10. Расскажите о способности человека распознавать запахи. Какие свойства одоранта важны для его распознавания? Какие особенности запаха тела позволяют определить пол человека?
11. Почему запахи лучше сохраняются в памяти, чем визуальные стимулы? Отвечая на этот вопрос, не забудьте рассказать о том, чем обонятельные стимулы отличаются от визуальных. Какую роль в запоминании запахов играют эмоции?
12. Что такое феромоны и какова их роль? Какую информацию они несут в себе?
13. Что такое вомероназальная система и какова ее роль в хемокоммуникации?
14. Что доказывает возможность существования феромонов человека? Какое влияние феромоноподобные химические соединения могут оказывать на физиологические функции человека, имеющие циклический характер?
15. Что такое общая система чувствительности к воздействию химических раздражителей и чем она отличается от системы восприятия вкуса и от обонятельной системы? Перечислите хотя бы некоторые соединения, являющиеся стимулами общей системы чувствительности к химическим раздражителям. Какова роль этой системы и каковы типичные реакции организма на воздействие химических раздражителей? Объясните, почему стимулы общей системы чувствительности к воздействию химических раздражителей могут быть привлекательными для людей.

ГЛАВА 19

Восприятие времени

Эта короткая заключительная глава посвящена уникальной перцепции (уникальному восприятию), являющейся результатом продолжительности (длительности) событий, — восприятию течения времени.

Вопрос о природе времени всегда привлекал и привлекает к себе внимание интеллектуалов, и прежде всего писателей, философов, физиков и биологов. Поэтому нет ничего удивительного в том, что субъективное восприятие продолжительности временны́х отрезков — предмет особого интереса психологов. Следует подчеркнуть, что нас интересует не физический аспект такого понятия, как время, а именно его восприятие — осознаваемая индивидуумом продолжительность того или иного события. На самом деле время как философская категория касается таких проблем, которые выходят далеко за рамки данной книги. Задумайтесь над тем, как уклончиво ответил на энигматический вопрос «Что такое время?» религиозный философ блаженный Августин: «Если никто не спрашивает меня об этом, я знаю, что это такое. Но если я пытаюсь объяснить, что такое время, тому, кто задает мне такой вопрос, я понимаю, что не знаю этого» (Trefil, 1991). Однако о происхождении времени он писал более уверенно, хотя тоже произвольно (субъективно), утверждая, что время приходит из будущего, которое еще не существует, превращается в настоящее, которое не имеет продолжительности (длительности), и становится прошлым, которое более не существует (Scariano, 1991).

Восприятие течения времени, для того чтобы отличить его от физической продолжительности времени, было названо обладанием протяженностью (сжатостью/растянутостью времени) (*protensity*) (Woodrow, 1951). Восприятие времени — странная (причудливая) перцепция в том смысле, что оно имеет скорее когнитивную, нежели физическую или нейронную основу. Действительно, нет ни очевидных сенсорных рецепторов или органов, предназначенных для восприятия времени, ни каких-либо непосредственных, наблюдаемых ощущений, вызываемых специфическими стимулами, связанными со временем. Продолжительность (течение) времени не имеет никаких «вещественных» признаков, свойственных большинству физических стимулов. Как справедливо заметил Фрэсс: «Продолжительность не существует ни в самой себе, ни вне самой себя, а присуща тому, что длится» (Fraisse, 1984, p. 2).

Эта же мысль, подчеркивающая неуловимость восприятия времени, в более сложной форме выражена и Гансом Касторпом, героем романа Томаса Манна «Волшебная гора»:

> Что такое время? Вы можете ответить мне на этот вопрос? Пространство мы воспринимаем с помощью наших органов чувств, с помощью зрения и осязания Прекрасно Но где орган, воспринимающий время? Как мы можем измерить то, о чем на самом деле нам ничего не известно, ни единого свойства? Мы говорим о времени, что оно проходит. Очень хорошо, пусть себе проходит. Но чтобы мы могли измерить его... чтобы подлежать измерению, время должно течь равномерно, но кто сказал, что оно течет именно так? Насколько наше сознание способно это оценить, ничего подобного не происходит; мы лишь для удобства принимаем, что оно течет именно так: наши единицы измерения — чистая условность, они всего лишь результат общей договоренности (T. Mann, 1927, p. 66).

Как мы увидим, есть достаточно оснований согласиться с Фрэссом и с Т. Манном в том, что само по себе время не является конкретным принадлежащим нам предметом, но воспринимается нами косвенно, иными словами, «понятие “время” — это нечто то же самое, что и понятие “ценность денег”, которое воспринимается исключительно через суждение (мыслительный процесс)» (Woodrow, 1951, p. 1235).

Ниже будут рассмотрены два основных объяснения восприятия времени: одно из них имеет биологическую основу, второе — когнитивную. Эти объяснения не являются ни взаимоисключающими, ни исчерпывающими.

Биологическая основа восприятия времени

Циклическая природа многих физиологических процессов хорошо известна. В качестве наглядного примера можно привести изменение температуры тела человека: разница между максимальной температурой днем и минимальной ночной температурой составляет примерно 1,8 °F[1]. Многие повторяющиеся физиологические изменения и действия большинства животных, такие, например, как изменение температуры тела и паттерны потребления пищи и воды, отражают их фундаментальную адаптацию к ежесуточной смене дня и ночи. Паттерны активности, воспроизводимые регулярно и повторяющиеся ежесуточно, называются **суточными ритмами**, поскольку продолжительность цикла составляет примерно 24 ч. Средний суточный ритм человека, определенный при тщательно контролируемых экзогенных факторах, составляет 24,18 ч (Czeisler et al., 1999, см. также Moore, 1999).

Складывается такое впечатление, что суточные физиологические ритмы регулируются преимущественно стимуляцией сетчатки светом. (Однако обратите внимание на то, что суточная ритмичность свойственна также и незрячим индивидуумам, а это свидетельствует о роли базовых, эндогенных влияниях, не связанных с освещенностью. См. Schiber, 2000 и Whitmore et al., 2000.) По специальному проводящему тракту ретинальные сигналы поступают в скопление, или ядро, мозговых клеток гипоталамуса (гипоталамус расположен прямо над зрительным пере-

[1] 0 °F = –17,8 °C. — *Примеч. пер.*

крестом), называемое *супраоптическим* (*надзрительным*) *ядром*, которое играет роль регулятора, задающего темп суточной, временно́й организации многих физиологических функций (Dunlap, 2000; Jagota et al., 2000). Из надзрительного ядра нейронный сигнал поступает в *шишковидное тело* (эпифиз), миниатюрную железу, расположенную в промежуточном мозге. Именно шишковидное тело и является тем органом, который непосредственно реагирует на свет или его отсутствие: оно вырабатывает гормон, называемый *мелатонином*, секреция которого зависит от освещенности — свет ее тормозит, а его отстутствие — стимулирует. (Именно поэтому мелатонин иногда называют «гормоном Дракулы». См. Lewy et al., 1980; Barrera-Mera & Barrera-Calva, 1998.) Мелатонин синхронизирует функции некоторых органов и желез, регулирующих суточные биологические циклы. В частности, он снижает температуру тела и облегчает отход ко сну. Интересно отметить следующее: есть свидетельства в пользу того, что даже у незрячих индивидуумов визуальная подсистема, «ответственная» за подавление секреции мелатонина, функционирует нормально (Cztisler et al., 1995). Наконец, хотя эндогенные (т. е. зависящие от внутренней среды организма человека) суточные часы и регулируются светом, вовсе не обязательно, чтобы свет стимулировал именно сетчатку. Известно, например, что стимуляция интенсивными вспышками света подколенной области, богатой кровеносными сосудами, также влияет на суточные ритмы (Campbell & Murphy, 1998; Oren & Terman, 1998). Однако механизм, обусловливающий этот феномен, пока неизвестен.

Некоторые животные извлекают немалую биологическую выгоду из способности определенных периодических изменений, происходящих в природе, влиять на физиологические ритмы и вызывать те или иные поведенческие реакции. Например, то, что после захода солнца птицы устраиваются на насесте, является примером адаптивного поведения, поскольку в темноте большинство птиц лишаются способности видеть, а потому становятся беззащитными. Почти полное отсутствие какой бы то ни было физической активности, характерное для птиц на насесте, делает их практически неуловимыми для потенциальных хищников. Аналогично и зимняя спячка многих млекопитающих представляет собой адаптивную реакцию на понижение температуры, т. е. на условия, при которых энергетические затраты организма огромны, а количество доступной пищи очень мало.

Исходя из того, что цикличность биоповеденческой активности является феноменом, существование которого не вызывает сомнений, вполне резонно поискать в нервной системе механизм восприятия времени — некие **биологические часы** (Hoagland, 1933, 1935; Holubar, 1969; Treisman, 1963; Matell & Meck, 2000). Сторонники идеи о свойственном организму внутреннем чувстве времени исходят из существования устойчивого к воздействию непосредственной внешней стимуляции непрерывного и автоматического биологического ритма, с помощью которого организм сравнивает продолжительность действия различных стимулов и событий. Периодичность, характеризуемая измеряемой частотой, свойственна электрической активности мозга, биению пульса и сердцебиению, дыханию, метаболическим и эндокринным процессам, терморегуляции и циклам общей активности (хотя многие из этих циклов — не очень удачные примеры ритмов, ибо исключительно подвержены внешней стимуляции, а потому изменяются в широких пределах).

Было изучено влияние некоторых из этих наиболее стабильных физиологических функций организма и процессов на восприятие времени, а результаты, полученные при исследовании влияния температуры и метаболических процессов, положены в основу биологической гипотезы восприятия времени.

Гипотеза Хогланда: биологические часы

Попытка создания теории, основанной на внутренних биологических часах, связана с именем Хогланда (Hoagland, 1933, 1935). Как отмечает сам ученый, он начал свою работу, когда заболела его жена. У больной был сильный жар, и она плохо ориентировалась во времени. Тогда-то Хогланд и предположил, что именно температура повлияла на восприятие ею времени, и попросил ее оценивать течение времени, считая до 60 с такой скоростью, при которой, по ее мнению, «один счет» соответствует 1 секунде. Сравнив затем результаты субъективных подсчетов больной с ее оральной температурой, он обнаружил связь между температурой тела и восприятием времени, графически представленную на рис. 19.1. Говоря конкретнее, Хогланд обнаружил, что при высокой температуре субъективная, или воспринимаемая больной, минута была короче, чем при низкой. Например, из графика, представленного на рис. 19.1, следует, что при температуре, равной 98 °F (примерно 36,6 °C), больная воспринимала как минуту 52 с, а при температуре, равной 101°F (примерно 38,3° C), — всего лишь 40 с. В обоих случаях, т. е. когда она принимала за минуту и 52, и 40 с, жена Хогланда *завышала* (*переоценивала*) определенные промежутки времени. Однако, как следует из рис. 19.1, по мере увеличения температуры тела эта переоценка увеличивается. Это позволило Хогланду предположить, что увеличение температуры тела ускоряет протекающие в организме процессы, и человеку кажется, что время идет быстрее, т. е имеет место *переоценка* времени. Согласно **гипотезе Хогланда**, мозг имеет некие биологические часы, регулирующие скорость протекающих в организме процессов обмена веществ, которая, в свою очередь, влияет на восприятие течения времени.

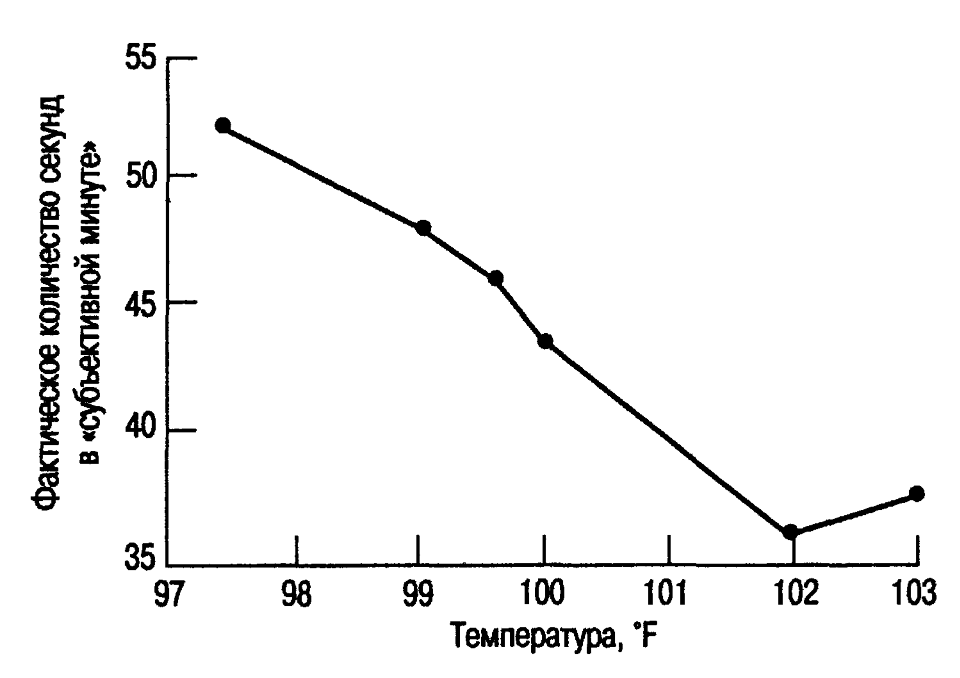


Рис. 19.1. Связь между температурой тела и фактическим количеством секунд в «субъективной», или воспринимаемой больной, минуте. По мере увеличения температуры количество секунд, необходимое для «субъективной» минуты, уменьшается, т. е. больной кажется, что проходит больше времени, чем на самом деле. (*Источник*: Hoagland, 1933)

Предположение Хогланда о том, что при повышении температуры тела внутренние биологические часы «начинают спешить», подтверждается результатами многих исследований. Склонность испытуемых с повышенной температурой воспринимать определенные промежутки времени как более продолжительные, чем они есть на самом деле, отмечена рядом авторов (Thor, 1962; Kleber et al., 1963; Pfaff, 1968; Hancock, 1993; см. также обзор Wearden & Penton-Voak, 1965).

Из этого следует, что понижение температуры должно оказывать противоположный эффект. Оно должно замедлять метаболические процессы (и ход предполагаемых биологических часов), результатом чего должна стать *недооценка* течения времени. Это предположение было проверено на аквалангистах на побережье Уэльса в марте при температуре воды, равной 4 °С (39 °F) (Baddeley, 1966). До и после погружения участники эксперимента определяли продолжительность периодов времени точно так же, как это делала жена Хогланда, т. е. считая до 60 (про себя) с такой скоростью, которая, по их мнению, соответствовала «одному счету» в секунду. Результаты этого эксперимента, имеющие непосредственное отношение к рассматриваемому нами вопросу, представлены в табл. 19.1.

Таблица 19.1

Зависимость времени, необходимого испытуемым для того, чтобы сосчитать до 60, от средней температура тела в холодной воде

	Температура тела, °F / °C	Время, воспринимаемое как 1 мин, с
Перед погружением	97,39 / 36,33	64,48
После погружения	95,03 / 35,02	70,44*
Разница	2,36 / 1,31	–5,96

* Обратите внимание на то, что, для того чтобы сосчитать до 60 после погружения, испытуемым требовалось 70,44 с, т. е. они воспринимали необходимое для этого время равным минуте. Следовательно, понижение температуры тела приводит к «недооценке» времени. (*Источник*: Baddeley, 1966.)

Конечно же, после погружения температура тела испытуемых падала и они считали медленнее, чем до погружения, что подтверждает гипотезу Хогланда о влиянии температуры тела на восприятие времени.

Исследования зависимости восприятия времени при условиях, когда температура тела испытуемых понижалась или повышалась, проведенные многими учеными, казалось бы, не оставляют сомнений в том, что оно действительно зависит от температуры тела (Wearden & Penton-Voak, 1995). Однако некоторым ученым не удалось обнаружить надежной связи между температурой тела и восприятием времени, что делает окончательный вывод проблематичным (Bell, 1965; Bell & Provins, 1963; Lockhart, 1967; см. также анализ, представленный в Wilsoncroft & Griffiths, 1985).

Представленные выше экспериментальные данные позволяют предположить существование неких внутренних биологических часов, «ход» которых зависит от

температуры тела, замедляя или ускоряя протекающие в организме процессы. В следующем разделе мы расскажем о том, как влияет на восприятие времени другой фактор — лекарственные препараты, которые тоже воздействуют на физиологию человека.

Лекарственные препараты и восприятие времени

Существуют неопровержимые доказательства того, что некоторые лекарственные препараты влияют на восприятие времени. Известно, например, что под влиянием амфетаминов у человека возникает ощущение более медленного течения времени, т. е. людям кажется, что прошло больше времени, чем на самом деле (Frankenhauser, 1959; Goldstone et al., 1958). Аналогичное влияние оказывает и кофеин (Frankenhauser, 1959). В отличие от кофеина фенобарбитал, успокоительное средство, такого эффекта не оказывает. Оксид азота (Steinberg, 1955) и другие газы, обладающие анестезирующими свойствами (Adam et al., 1971), воздействуют на человека таким образом, что время для него «укорачивается», т. е. имеет место «недооценка, занижение» временны́х отрезков. Общее правило, касающееся влияния лекарственных препаратов на восприятие времени, заключается в следующем: лекарственные препараты, *ускоряющие* обменные процессы в организме, приводят к «переоценке» времени (т. е. у человека возникает ощущение, что проходит больше времени, чем на самом деле), а препараты, замедляющие обменные процессы, оказывают противоположное действие.

К числу наиболее поразительных примеров влияния на восприятие времени относятся эффекты, возникающие под воздействием так называемых **психоделических препаратов**, например марихуаны, ЛСД и др. Как правило, они кардинально изменяют восприятие времени, вызывая такое ощущение, будто оно не идет, а тянется невероятно медленно (Conrad et al., 1972; R. Fisher, 1967; Weil et al., 1968). Однако механизм их действия пока неизвестен, т. е. неясно, действуют ли они напрямую, влияя непосредственно на эндогенные биологические часы, или косвенно, изменяя различные физиологические процессы. Кроме того, большинство этих наркотиков, судя по всему, обостряют восприятие всего происходящего вокруг и готовность к различным действиям, которые тоже могут влиять на восприятие времени. К обсуждению этого вопроса мы еще вернемся.

Когнитивные теории восприятия времени

Точка зрения, весьма отличная от изложенной выше, заключается в том, что восприятие времени является результатом когнитивной активности. Более конкретно эта мысль может быть выражена следующим образом: восприятие времени — это когнитивная конструкция, продукт умственной активности, определяемой природой и масштабом (размахом) когнитивной обработки информации, выполненной за данный промежуток времени. Известно несколько когнитивных теорий восприятия времени (Block, 1990; Gilliland et al., 1946; Kristofferson, 1967; Michon, 1966; Thomas & Weaver, 1975), однако одной из самых ранних, наиболее репрезентативных и широко изучаемых является теория Роберта Орнштейна (Ornstein, 1969).

Теория Орнштейна: объем информации, сохраненной в памяти

Создавая свою теорию восприятия времени, Орнштейн исходил из того, что восприятие человеком продолжительности какого-либо временно́го отрезка зависит от того, что сохранилось в его памяти (Ornstein, 1969). В основе теории Орнштейна лежит тезис, в соответствии с которым воспринимаемая продолжительность временно́го отрезка определяется количеством информации, сознательно усвоенной в этот период времени и сохраненной. Согласно этой точке зрения, восприятие времени либо зависит от сохранившихся в памяти когнитивных событий, либо конструируется на их основе. Сравнивая память человека с компьютером, Орнштейн пишет:

> Если в компьютер введена информация и ему дана команда определенным образом сохранить ее, мы можем выяснить, сколько слов или какой объем носителя для этого понадобился. Для хранения более сложной информации потребуется больше места, чем для хранения простой. Аналогично и информация, состоящая из многих разных фрагментов, потребует больше места, чем однородная информация... Если речь идет об определенном промежутке времени, то восприятию его как более продолжительного будет способствовать либо увеличение числа сохраняемых событий, либо их усложнение, и чем больше объем сохраняемой информации, тем более продолжительным кажется данный промежуток времени (Ornstein, 1969, p. 41).

Восприятие времени, если смотреть на него именно с этих позиций, легко поддается анализу. Согласно теории Орштейна, такие стимульные факторы, как количество и сложность событий, имевших место в определенный период времени, а также эффективность их кодирования и сохранения в памяти, влияют на количество информации, которую нужно обработать. Следовательно, восприятие продолжительности данного периода времени тоже во многом зависит от этих факторов. Например, увеличение в определенный промежуток времени как числа событий, так и их сложности увеличивает объем информации, подлежащей обработке, и, таким образом, этот промежуток времени начинает восприниматься как более продолжительный. В следующем подразделе мы рассмотрим, как именно некоторые из этих факторов влияют на восприятие времени.

Количество событий. Орнштейн указывает на существование прямой зависимости между количеством событий и воспринимаемой продолжительностью данного отрезка времени (Ornstein, 1969). Его эксперименты продолжались одно и то же время — 9 мин 20 с, — но стимулы — звуковые сигналы — подавались с разной скоростью: 40, 80 или 120 сигналов в минуту. Как и ожидалось, увеличение числа стимулов во время эксперимента (или числа изменений характера стимуляции) привело к тому, что испытуемым эти эксперименты показались более продолжительными, а именно: эксперимент, в котором звуковые сигналы подавались со скоростью 120 сигналов в минуту, показался продолжительнее эксперимента, в котором скорость подачи звуковых сигналов составляла 80 сигналов в минуту, и оба эти эксперимента были оценены как более продолжительные, чем тот, в котором скорость подачи сигналов была равна 40 сигналам в минуту (аналогичные результаты получены с использованием мелодичных стимулов; см. Boltz, 1998). Влияние количества событий на восприятие продолжительности временно́го отрезка подтверж-

дено также и в экспериментах с использованием зрительной (Mescavage et al., 1971; МО, 1971; Schiffman & Bobko, 1977) и тактильной (Buffardi, 1971) сенсорных модальностей. Короче говоря, период времени, заполненный бо́льшим числом событий (стимулов), оценивался испытуемыми как более продолжительный в сравнении с тем отрезком времени, который вместил в себя меньше событий. (Аналогичные результаты были получены в опытах с участием детей не старше 6 лет. См. Arlin, 1989.)

Интересные результаты, связанные с определением продолжительности звучания мелодий, получены Коваль (Kowal, 1987) Она установила, что сочетания музыкальных нот, которые испытуемые оценивали как более знакомые, предсказуемые и «организованные», воспринимались ими и как более продолжительные, чем те же самые сочетания нот, но исполненные задом наперед. Несмотря на то что ее данные вроде бы не согласуются с представлениями Орнштейна о роли объема сохраненной информации, Коваль также нашла, что знакомые мелодии воспринимались как содержащие значительно большее количество нот, чем незнакомые. Следовательно, результаты экспериментов Коваль согласуются с теорией Орнштейна в том, что восприятие любого временно́го интервала зависит от *числа событий*, или элементов, *воспринятых* в течение этого интервала. В ряде публикаций сообщается и об аналогичном влиянии на восприятие времени и числа *изменений* стимуляции (Poynter & Homa, 1983; Block, 1989).

Заполненные промежутки времени/незаполненные промежутки времени. С зависимостью восприятия времени от количества событий связан и труднообъясняемый, но имеющий положительное подтверждение тезис, согласно которому «заполненные» промежутки времени, т. е. временны́е отрезки, «содержащие» такие стимулы, как звуковые или световые сигналы, обычно воспринимаются как более продолжительные, чем «пустые» временны́е интервалы между предъявлениями двух сигналов (Gomez & Robertson, 1979; Long & Beaton, 1980; Thomas & Brown, 1974; Thomas & Weaver, 1975)

Совершенно неожиданно, однако, именно эта ситуация помогает также понять, почему человеку, нетерпеливо ожидающему какого-либо события, например получения важного письма, чьего-либо приезда или результата тестирования, кажется, что время «тянется», и он воспринимает «пустой» промежуток времени как более продолжительный, чем он есть на самом деле, т. е. переоценивает его. В данном случае эта «переоценка» времени является результатом когнитивно-эмоционального влияния ожидания. Ожидание повышает общий тонус индивидуума, вследствие чего он становится более чувствительным к «восприятию временно́й информации» и «переоценивает» время (Block et al , 1980; Cahoon & Edmonds, 1980; Ornstein, 1969; Zakay, 1993). Подобная ситуация, возникающая, когда человек очень ждет какого-то события, прекрасно отражена в поговорке «Вода в котле, за которым наблюдают, никогда не закипает». (Мы еще вернемся к этому феномену.)

Обобщая изложенное выше, можно сказать, что «пустой» промежуток времени содержит меньше информации, которую нужно обрабатывать, чем «заполненный», вследствие чего при их сравнении и может восприниматься как более короткий. Однако пассивно проживаемый «пустой» временно́й интервал способен также обострить восприятие времени, и у человека может возникнуть впечатление, что

прошло больше времени, чем на самом деле. Следовательно, в зависимости от характера ситуации и от того, чем человек занят, «пустой» промежуток времени может восприниматься им *либо* как более продолжительный, *либо* как более короткий, чем равный ему по физической продолжительности «заполненный» промежуток (Boltz, 1991; Grondin & Rousseau, 1991; Grondin, 1993; Rammsayer & Lima, 1991; Zakay & Block, 1997).

Сложность стимула. Влияние *сложности* стимулов, предъявляемых в течение определенного промежутка времени, на восприятие его продолжительности изучено Орнштейном (Ornstein, 1969) и другими исследователями (Schiffman & Bobko, 1974). Как правило, чем сложнее предъявляемые стимулы, тем более продолжительным кажется период тестирования. Это явление наблюдалось и при стимуляции различными визуальными стимулами — геометрическими фигурами, сложность которых определялась количеством внутренних углов, — и при стимуляции звуковыми сигналами разной степени сложности. Аналогичное влияние на восприятие времени испытуемыми наблюдалось и тогда, когда они прослушивали разные по сложности мелодии: более сложные мелодии признавались ими и более продолжительными по времени, чем простые (Yeager, 1969).

Установлено, что на восприятие времени влияет и характер выполняемой работы, а именно то, насколько она знакома исполнителю и предсказуема. Если речь идет о знакомой, хорошо организованной и предсказуемой деятельности, когда человек заранее знает, чего ему следует ожидать и в какой последовательности нужно выполнять те или иные действия, чтобы успешно справиться с заданием, он воспринимает время относительно точно. Примерами подобных ситуаций могут служить регулярная доставка корреспонденции почтальоном, выбор и покупка продуктов в знакомом магазине или сортировка каких-либо знакомых предметов. Напротив, если задание незнакомо и непредсказуемо и человек не знает, чего именно ему следует ожидать, — примером может быть ситуация, при которой человек впервые постигает действия, необходимые для решения сложных перцептивно-моторных задач, а именно это и происходит, когда он начинает учиться водить машину, — ему кажется, что проходит больше времени, чем на самом деле, т. е. время, затраченное при этом, переоценивается.

Организация информации и память. Согласно теории восприятия времени, основанной на объеме сохраненной информации, воспринимаемая продолжительность промежутка времени зависит также и от того, каким образом организована информация, представленная в течение этого промежутка (т. е. как она закодирована и сохранена в памяти), а также от количества сохраненной в памяти стимульной информации. Из этого следует, что чем больше информации о прошедшем временнóм интервале сохранилось в памяти, тем более продолжительным он кажется. С этим тезисом согласуется и следующий установленный Орнштейном факт: неприятные стимулы запоминаются хуже, чем нейтральные, а неприятные события воспринимаются как более быстротечные (Ornstein, 1969). Всем известно, что по прошествии времени кажется, будто приятные или интересные события длились дольше, чем это было на самом деле. Причина подобного феномена может заключаться в том, что эти эпизоды запоминаются лучше, нежели обычные и заурядные события, а потому по сравнению с ними и кажутся более продолжительными.

Мюллиган и Шиффман, объясняя роль организации и памяти в изменении кажущейся продолжительности временно́го промежутка с позиций экологического подхода, приводят свидетельство в поддержку этого аспекта теории восприятия времени, основанной на объеме сохраненной информации (теории Орнштейна) (Mulligan & Schiffman, 1979) В одном из экспериментов они предъявляли испытуемым (в течение фиксированного периода времени) контурный рисунок (рис. 19.2) и просили их изучить и запомнить его. Если предъявлению рисунка предшествовала (или следовала за ним) облегчающая выполнение задания помощь в виде подписи к нему или вербального комментария, испытуемым казалось, что рисунок «промелькнул» быстрее, чем в отсутствие такой помощи Иными словами, словесный или графический лейбл, уменьшая неопределенность рисунка, облегчал его запоминание.

Эти результаты подтверждают справедливость предположения, что «помощь», даже если она поступает *после* предъявления рисунка, облегчает его сохранение в памяти. Именно поэтому временны́е интервалы, содержащие стимулы, которые хорошо организованы, а потому требуют сохранения в памяти меньшего объема информации, воспринимаются как более короткие, чем временны́е интервалы, в которых присутствуют те же самые, но менее организованные стимулы.

Интересным примером роли памяти в восприятии течения времени является один из вариантов классического гештальтистского *эффекта Зейгарник*, в соответствии с которым выполненное задание запоминается хуже, чем невыполненное (Zeigarnik, 1927). Возможно, большинству учащихся, которым приходилось сдавать экзамены в форме тестов, когда за определенное время нужно было ответить на разные вопросы, выбрав один ответ из предложенных нескольких ответов, или дополнить неполный ответ, это известно из собственного опыта. После тестирования легче всего вспоминаются те вопросы, на которые человек не смог ответить, и те, в ответах на которые он неуверен, т. е. те вопросы, которые остались «когнитивно неразрешенными». Следовательно, поскольку незавершенная работа сохраняется в памяти лучше, нежели завершенная, затраченный на нее период времени должен восприниматься как более продолжительный. Справедливость этого предположения подтверждается тем, что испытуемые, которым экспериментаторы мешали выполнять простые задания, воспринимали затраченное на них время как более продолжительное, чем те, которым экспериментаторы позволили их закончить (N. Schiffman & Greist-Bousquet, 1992; Fortin et al., 1993).

Прежде чем завершить обсуждение подхода Орнштейна к восприятию времени, основанного на объеме сохраненной в памяти информации, следует сказать, что

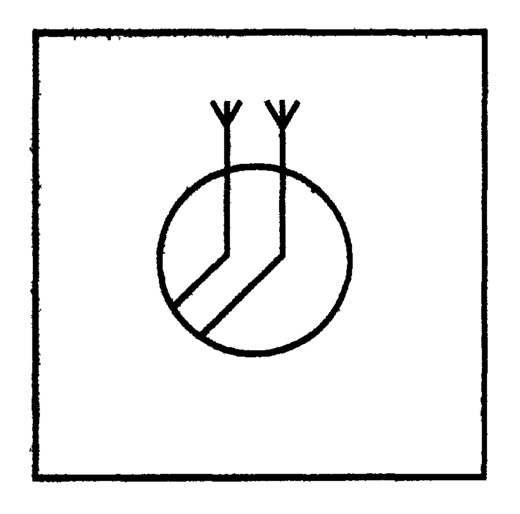


Рис. 19.2. Неоднозначный контурный рисунок, предъявлявшийся Мюллиганом и Шиффманом (Mulligan & Schiffman, 1979)

Описание, делающее рисунок менее двусмысленным, звучит так: «Ранняя пташка, поймавшая здоровенного червяка»

это отнюдь не первая попытка рассматривать восприятие времени преимущественно как когнитивное явление (Gilliland et al., 1946; Kristofferson, 1967; Michon, 1966). Теория Орнштейна не является также и единственным примером когнитивного подхода к восприятию времени, о чем свидетельствует материал, изложенный в следующем подразделе.

Когнитивно-аттенционная теория

Альтернативой теории Орнштейна, согласно которой восприятие времени зависит от объема сохранившейся в памяти информации, является теория, которая, судя по всему, занимает важнейшее место среди когнитивных подходов и исходит из того, что восприятие времени непосредственно зависит от *центра внимания*. Сторонники **когнитивно-аттенционной теории** считают, что существуют два не зависимых друг от друга механизма внимания: 1) невременной **механизм обработки информации**, связанный с обработкой информации о происходящих когнитивных событиях; 2) **когнитивный таймер**, кодирующий и обрабатывающий информацию о времени (Thomas & Weaver, 1975; Underwood, 1975; Zakay, 1989, 1993). Следовательно, при выполнении типичного задания «на время», испытуемые делят свое внимание между его когнитивными требованиями и обработкой информации о том конкретном временно́м интервале, который им нужно оценить. Поскольку оба эти механизма (или процессора) претендуют на ограниченный «запас» внимания и конкурируют между собой за обладание им, характер восприятия времени напрямую зависит от относительного объема внимания, отданного каждому из этих процессов. Если временны́м аспектам задания уделяется больше внимания, чем когнитивным, затраченное на его выполнение время кажется *больше*, чем есть на самом деле, а если основное внимание уделяется когнитивным аспектам, то испытуемому кажется, что он затратил на выполнение задания *меньше* времени, чем на самом деле. Согласно этой теории, восприятие времени непосредственно зависит от того, сколько *внимания* испытуемый уделяет течению времени. Как отмечал Фрэсс (Fraisse, 1984, p. 31), «чем больше человек обращает внимания на время, тем медленнее оно течет... Напротив, если работа трудна и/или интересна, оно пролетает незаметно».

Подобный подход позволяет объяснить результаты ряда экспериментов и житейские ситуации. Так, «пустой» временно́й промежуток, о котором говорилось выше (т. е. промежуток времени, включающий в себя всего лишь несколько сенсорных событий или вовсе лишенный их), может показаться более продолжительным, чем промежуток времени, наполненный требующими внимания стимулами (Hogan, 1978). Согласно этой концепции, когда временно́й интервал заполнен стимулами, больше внимания направляется на обработку поступающей от них информации и меньше — на когнитивный таймер, в результате чего сознательное восприятие времени сводится к минимуму и человеку кажется, что оно проходит быстро. Справедливость подобного вывода подтверждается и наблюдением, согласно которому усложнение задания приводит к тому, что человек занижает время, затраченное на его выполнение (Brown, 1985; Hogan, 1978; Zakay & Fallach, 1984; Zakay et al., 1983).

Погруженность в какое-либо занятие, требующее усилий (например, решение проблемы и прохождение тестирования), приводит к необходимости обрабатывать

большее количество информации, в результате чего осознание времени как такового снижается и человеку начинает казаться, что оно идет быстро. Напротив, когда человек стоит в очереди, занят выполнением рутинных, нагоняющих тоску операций или оказывается в ситуации, которую можно сравнить с «наблюдением над котлом, вода в котором все никак не закипает» (выше эта ситуация была объяснена по-другому исходя из теории Орнштейна), т. е. в тех случаях, когда у человека недостаточно информации, нуждающейся в обработке, когнитивному таймеру «достается» больше его внимания. В результате человеку никак не удается отвлечься от мыслей о времени: ему кажется, что оно начинает весить гораздо больше и тянется бесконечно. Чем больше внимания мы уделяем течению времени, тем более медленным оно нам кажется.

Подобный анализ применим и к знакомым всем ситуациям, обобщенным в крылатом выражении «счастливые часов не наблюдают». В ситуациях, о которых можно сказать этими словами, внимание человека больше приковано к тому, что он делает, т. е. к обработке невременной информации, чем к когнитивному таймеру, и осознанное ощущение времени притупляется. Следовательно, чем меньше внимания уделяется течению времени, т. е. когнитивному таймеру, тем более быстротечным кажется время (Mattres & Ulrich, 1998). На самом деле складывается такое впечатление, что едва ли не все, что способно отвлечь наше внимание от наблюдения за ходом времени или от внимания к нему, снижает его восприятие. Ниже приводится высказывание Джона Бойтона Пристли, в котором эта мысль обобщается в несколько импрессионистской манере:

> Когда мы полностью используем свои возможности, отдаем чему-либо всю свою душу и все свое сердце, словом, когда мы живем богатой и интересной жизнью, а не просто существуем, наше внутреннее ощущение времени транжирит отведенное нам реальное время, как пьяный матрос — свое жалование. Нам кажется минутами то, что на самом деле составляет часы (J. B. Priestly, p. 41–42; цит. по: Hogan, 1978, p. 419).

Биологическая/когнитивная основа восприятия времени

Изучение специальной литературы позволяет сделать вывод о существовании некой связи между активностью организма и чувством времени. Точно так же можно говорить и о том, что временнóе восприятие сложных событий испытывает некоторое когнитивное влияние. Как можно разрешить противоречие между двумя этими подходами? Следует отметить, что информация о восприятии времени испытуемыми и об их реакциях, полученная в экспериментах, подтверждающих существование биологических часов как основы восприятия времени, как правило, весьма значительно отличается от информации о восприятии времени, полученной в экспериментах, подтверждающих когнитивную природу чувства времени. В экспериментах первого типа часто используются короткие временны́е интервалы и используются такие способы оценки реакции испытуемых, как отбивание ударов или счет со скоростью один удар или один «счет» в «субъективную» секунду. Не исключено, что восприятие очень коротких промежутков времени основано на совершенно иных психологических или физиологических процессах, чем восприятие более продолжительных временны́х отрезков. Возможно, когда речь идет о коротких промежутках времени, внимание человека преимущественно сосредоточено на восприятии времени как такового, в чем и проявляется влияние физиоло-

гических ритмов (Matell & Meck, 2000), в то время как суждения о более продолжительных периодах принимаются в большей степени на основе такой косвенной информации о течении времени, как количество и сложность выполненных действий. По мере увеличения временно́го периода возрастает вероятность вовлеченности в его оценку памяти и других, менее специфических когнитивных процессов (Ferguson & Martin, 1983; Fortin et al., 1993). Если это предположение верно и дело заключается именно в этом, то тогда оба подхода к объяснению восприятия времени имеют право на существование и их использование определяется продолжительностью временно́го интервала. С наибольшим успехом биологическое объяснение может быть использовано при очень непродолжительных временны́х интервалах, в то время как более продолжительные временны́е отрезки, воспринимаемые более опосредованно и с большим вниманием к внешним событиям и невременны́м факторам, «подпадают под действие» когнитивного подхода.

Однако следует учитывать и возможность того, что переменные, играющие решающую роль при определении продолжительных временны́х интервалов (количество стимулов, их сложность и требования к вниманию, предъявляемые выполняемой работой), могут иметь немалое значение и при оценке коротких отрезков времени. Более того, используя очень короткие промежутки времени, следует иметь в виду возможность возникновения взаимосвязей между чувствительными к фактору времени переменными, которые отличны от связей, возникающих при использовании средних или относительно продолжительных отрезков времени (Poynter,& Homa, 1983). На восприятие продолжительных временных отрезков могут влиять и биологические факторы (Zakay & Block, 1997). Следовательно, делая выводы о связи между когнитивными переменными и восприятием времени, необходимо учитывать и то, о каких именно временны́х интервалах идет речь.

Психологическое восприятие времени зависит как от сложных взаимодействий между условиями, при которых время воспринимается, так и от того, как именно оно, восприятие времени, оценивается (Boltz, 1998c). Относительное влияние эндогенных или когнитивных процессов зависит не только от продолжительности промежутка времени, который предстоит оценить; существует множество переменных (о некоторых из них рассказано выше), способных повлиять как на биологические, так и на когнитивные процессы, а через них — и на восприятие времени. Среди этих переменных — способ измерения и оценки времени; действия, выполняемые в оцениваемый период; сенсорная модальность, вовлеченная в выполнение этих действий (известно, например, что временны́е промежутки, наполненные звуками, кажутся более продолжительными, чем аналогичные по фактической протяженности промежутки, наполненные визуальными стимулами; см. Wearden et al., 1998; Mattes & Ulrich, 1998). Восприятие времени зависит также и от того, когда именно испытуемые поставлены в известность о том, что их попросят оценить данный промежуток времени — до или после того, как он уже прошел (такие оценки временны́х интервалов называются *перспективными* и *ретроспективными* соответственно; более подробно об этом см. Boltz, 1998a, b, c; Zakay & Block, 1997), от пола испытуемого, от особенностей его индивидуальности, уровня его стресса и возбуждения, а также от его возраста. Последнее обстоятельство — *общее старение организма* — сказывается на восприятии времени всеми людьми, и вопрос о том, в чем именно и как оно проявляется, заслуживает отдельного разговора.

Старение организма и восприятие времени

На восприятие времени могут влиять как биологические, так и когнитивные факторы. Интересно отметить, что *старение организма* способно отразиться как на биологических, так и на когнитивных аспектах восприятия продолжительных временны́х отрезков. Практически каждый человек на своем опыте ощущает, что с возрастом ему начинает казаться, будто такие ежегодные события, как определенные праздники и дни рождения, наступают все быстрее и быстрее. Всем пожилым людям знакомо это нередко ставящее в тупик и довольно мрачное ощущение мчащегося времени.

Почему с возрастом нам начинает казаться, что год (или любой другой большой промежуток времени) проходит быстрее? Одно из возможных объяснений заключается в том, что мы автоматически воспринимаем течение продолжительных временны́х отрезков, таких, например, как промежутки между днями рождения, или праздниками, относительно всей прожитой нами жизни. Иными словами при восприятии определенного промежутка времени собственный возраст человека служит для него некой *шкалой сравнения* (Joubert, 1983; Lemlich, 1975; Walker, 1977). Поэтому и продолжительность промежутка времени между ежегодными событиями (например, днями рождения) воспринимается человеком относительно его собственного возраста. Например, для четырехлетнего ребенка год — это 25 % его жизни; это весьма существенный срок, и он воспринимается как сравнительно продолжительный период. Напротив, шестидесятилетнему человеку год кажется незначительной частью уже прожитой им жизни (1/60, или менее 2 %). Именно поэтому время и кажется пожилому человеку более быстротекущим, чем ребенку. Хотя появляющееся с возрастом ощущение, будто время ускоряет свой бег, и распространяется в первую очередь на восприятие достаточно больших временны́х интервалов (например, на восприятие целого месяца, времени года — прежде всего лета — или промежутка между двумя днями рождения), известно, что обусловленная возрастом недооценка времени (т. е. ощущение, что время идет быстрее) проявляется и по отношению к относительно коротким периодам (например, к периодам, равным от 30 до 120 с) (Craik & Hay, 1999).

Многие неврологические и физиологические изменения, происходящие в стареющем организме, способны оказать прямое или косвенное влияние на восприятие времени. Не исключено, что с возрастом постепенно замедляется некий биологический механизм, задающий темп всему организму (Schroots & Birren, 1990). Известна точка зрения, согласно которой причиной возрастных изменений в восприятии времени является постепенное уменьшение содержания в организме дофамина — химического вещества, играющего роль нейротрансмиттера (Mangan et al., 1997). Хотя с возрастом содержание допамина снижается планомерно, последствия этого снижения становятся наиболее заметными к пятидесяти годам, а именно в этом возрасте большинство людей начинают осознавать, что недооценивают течение времени, т. е. что им кажется, будто время идет быстрее, чем раньше, когда они были молодыми (см. также Lalonde & Hannequin, 1999).

Не так уж важно, что именно в конце концов будет признано основной причиной возрастной недооценки времени, ясно, что и осознание нами течения времени,

и несовершенство наших суждений о нем приходят к нам в сравнительно молодом возрасте. Именно эта мысль весьма образно выражена Шерманом в его эссе, посвященном восприятию времени в классной комнате, отрывок из которого приводится ниже:

> С помощью часов, висевших в классной комнате, ученики рано и прочно усвоили один урок: восприятие времени человеком относительно. Они невозмутимо... и скупо отмеряли реальную продолжительность секунд, минут и часов, одновременно каким-то непостижимым образом намекая на присущую им внутреннюю растяжимость. Иногда казалось, что стрелки застыли в неподвижности, а иногда — что они мчатся. Но и в том, и в другом случае нетерпеливо смотревший на них человек учился не ожидать простого совпадения реального и ощущаемого времени (Scherman, 1996, p. 35).

Восприятие времени и величина окружающего пространства

А. Дж. Делонг высказал предположение о существовании связи между пространством и временем — **эмпирической относительности пространства и времени**, согласно которому пространство и время связаны между собой и являются психологическими проявлениями одного и того же феномена (A. J. DeLong, 1981). В соответствии с идеей Делонга восприятие времени человеком зависит от размера объектов, с которыми он взаимодействует. Экспериментальная проверка этого предположения была выполнена следующим образом: группы испытуемых работали с визуальными дисплеями разных размеров и затем оценивали затраченное на это время (Bobko, 1986). В качестве визуальных дисплеев использовались телевизионные экраны с диагоналями 0,13, 0,28 и 0,58 м. Испытуемые играли в видеоигру, продолжительность которой составляла 55 с, причем разные группы играли за разными телевизорами. Сама по себе игра была одинаковой для всех испытуемых, но *размер* изображений был разный в зависимости от величины телевизионного экрана.

Оказалось, что вербальные оценки продолжительности игры испытуемыми определяются размером экрана. Данные, характеризующие зависимость суждений испытуемых от величины экрана, представлены на рис. 19.3. Обратите внимание на то, что на ординате отложены отношения вербальных оценок продолжительности игры, сделанных испытуемыми, к ее реальной продолжительности, равной 55 с. В соответствии с этим отношения, равные 1,00, отражают правильную оценку испытуемыми продолжительности игры, а отношения, превышающие 1,00, — завышение (переоценку) ими ее продолжительности (т. е. «медленное течение времени»). Все участники эксперимента завысили продолжительность игры, но чем *меньше* экран, тем это завышение было *больше*. Так, самой продолжительной (отношение равно 2,3) игра показалась тем участникам эксперимента, которые воспринимали *самые маленькие* изображения (диаметр экрана равен 0,13 м). Иными словами, человеку кажется, что прошло больше времени, чем на самом деле, если воспринимаемая им внешняя среда *сжата*. Чем меньше размер визуальной среды, тем более медленно текущим кажется время.

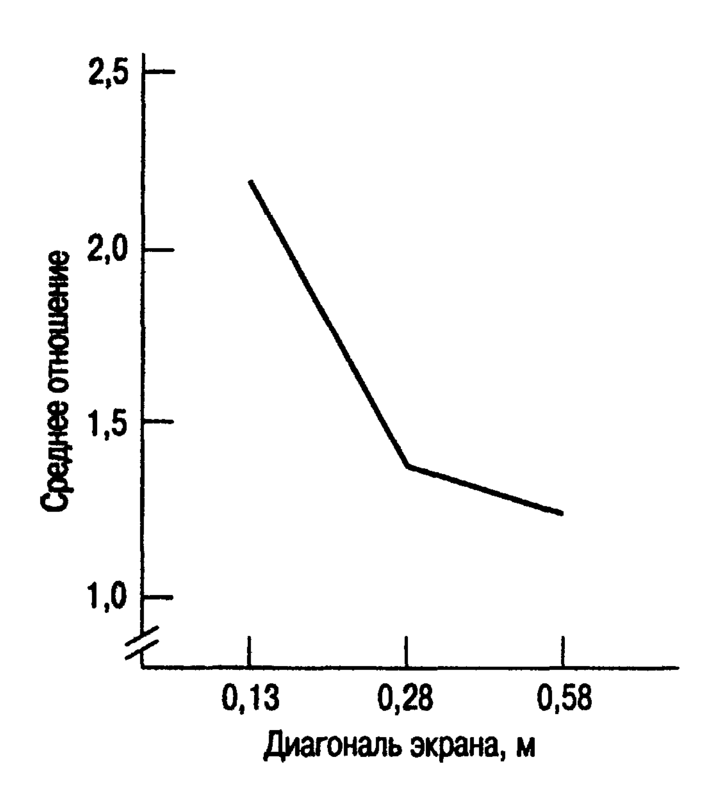


Рис. 19.3. На ординате отложены средние значения отношений вербальных оценок продолжительности игры к ее реальной продолжительности, равной 55 с. В соответствии с таким преобразованием отношения, равные 1,00, отражают безошибочную оценку продолжительности игры испытуемыми, а отношения, которые больше 1,00, – переоценку ими ее продолжительности (т. е. «медленное течение времени»). (*Источник*: Bobko et al., 1986)

Аналогичные результаты получены и при изучении влияния размеров различных моделей окружающих нас предметов (железной дороги, гостиных комнат, а также абстрактных интерьеров, не отражающих какие-либо реально существующие интерьеры) на восприятие времени (Mitchell & Davis, 1987). Чем меньше размер окружающей среды, тем более сжатым оказывается «субъективное» время по сравнению с реальным временем. В общем, размер окружающего пространства влияет на восприятие продолжительности временны́х отрезков. Хотя мы не располагаем убедительным объяснением причины возникновения подобной связи, возможно, правы Митчелл и Дэвис, полагающие, что сжатие субъективного времени является следствием различий в *плотности* подлежащей обработке информации, а плотность определяется величиной пространства. Ясно, что восприятие времени и пространства изменяется согласованно. Проявлениями этой взаимосвязи являются *тау-* и *каппа-эффекты*, которые будут описаны ниже.

Время и расстояние: тау- и каппа-эффекты

Тау-эффект

Существует тесная связь между выполнением некоторых действий и восприятием времени, и они влияют друг на друга. Например, при некоторых условиях манипуляции со временем способны повлиять на восприятие расстояния, а изменение расстояния — сказаться на восприятии времени. Влияние времени на восприятие расстояния называется **тау-эффектом**. Пример тау-эффекта представлен на рис. 19.4. Три равноудаленные друг от друга точки предплечья испытуемого (*A*, *B* и *C*) стимулируются последовательно, т. е. так, что образуется тактильный равносторонний треугольник. Однако если между стимуляцией первой точки (*A*) и второй точки (*B*) проходит больше времени, чем между стимуляцией точки (*A*) и третьей точки (*C*), испытуемый сочтет, что *расстояние* между первой и второй точками больше, чем между первой и третьей. Следовательно, чем больше промежуток времени между двумя последовательными стимуляциями, тем большим кажется расстояние между стимулируемыми точками. Итак, если испытуемый оце-

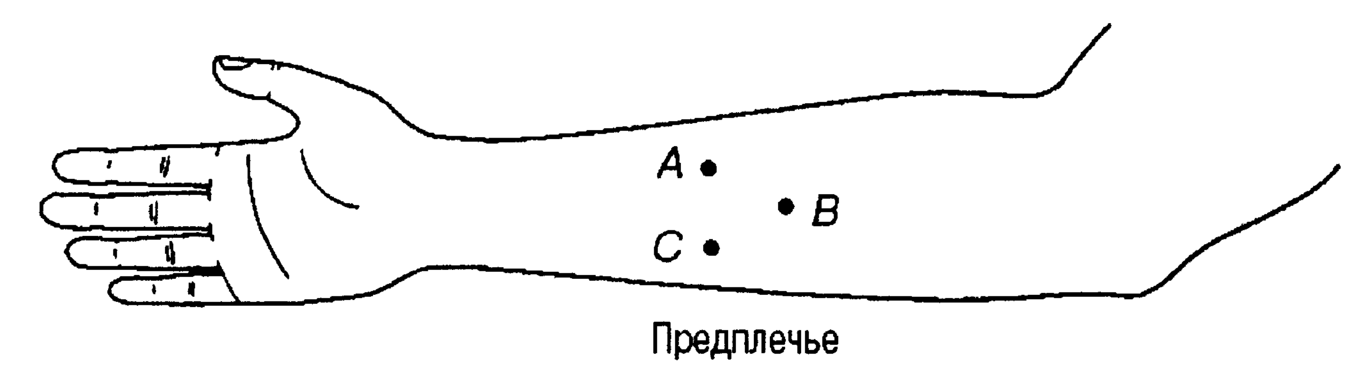


Рис. 19.4. Тау-эффект. Описание приводится в тексте.
(*Источник*: Helson & King, 1931)

нивает два одинаковых расстояния, то расстояние, которому соответствует более продолжительный период *времени,* покажется ему более протяженным. Аналогичный тау-эффект наблюдается и при визуальной (Abbe, 1937), и при аудиальной (Christensen & Huang, 1979) стимуляции.

Каппа-эффект

Противоположный эффект, выражающийся в том, что восприятие времени зависит от расстояния, называется **каппа-эффектом** (Cohen et al., 1953, 1955; Huang & Jones, 1982; Jones & Huang, 1982). Рассмотрим два одинаковых временных интервала, ограниченных последовательным предъявлением двух стимулов — включением двух из трех расположенных в ряд электрических лампочек (рис. 19.5). Если расстояние между первым и вторым стимулами больше, чем расстояние между вторым и третьим стимулами, первый временной интервал будет восприниматься как более продолжительный. Существование каппа-эффекта подтверждено и результатами стимуляции аудиальной (Cohen et al., 1954) системы и осязания (Suto, 1955).

Выводы

В этой заключительной главе мы рассказали о восприятии времени, или о так называемом обладании протяженностью (сжатии/растянутости времени), и рассмотрели два основных объяснения этого феномена. Биологический подход к восприятию времени базируется на циклической природе многих физиологических процессов, происходящих в организме, к числу которых принадлежат изменение температуры

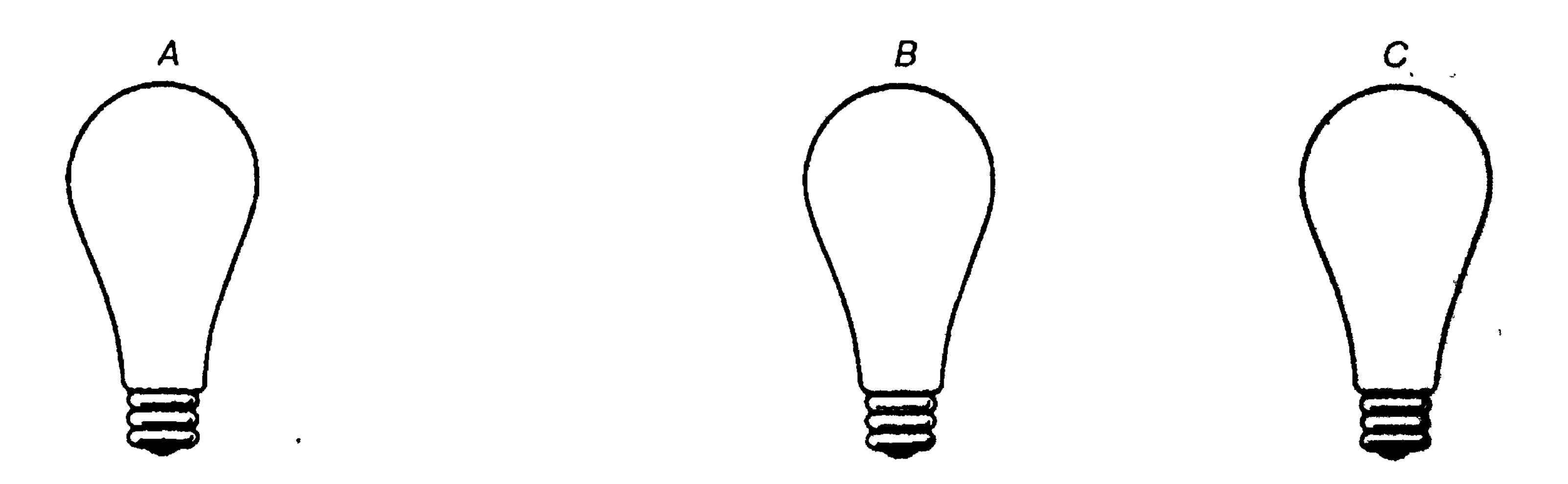


Рис. 19.5. Каппа-эффект. Описание приводится в тексте

тела и процессы, лежащие в основе обмена веществ. Основной тезис биологического подхода заключается в том, что внутренние биологические часы контролируют и метаболические процессы, и восприятие времени.

Сторонники второго подхода к объяснению восприятия времени полагают, что оно зависит от характера и интенсивности когнитивных процессов и от того, на чем сосредоточено внимание индивидуума. Согласно теории восприятия времени, основанной на объеме сохраненной в памяти информации, которая известна как теория Орнштейна и является основной когнитивной теорией восприятия времени, воспринимаемая индивидуумом продолжительность определенного временнóго интервала зависит от того, что сохранилось в его памяти. Следовательно, восприятие временнóго интервала определяется объемом усвоенной и сохраненной в памяти информации. Мы рассказали о некоторых особенностях стимуляции, которые способны влиять на запоминание, а следовательно, и на восприятие времени. К ним относятся: количество и степень сложности стимулов, предъявленных в данный период времени, заполненность последнего стимулами как антипод его незаполненности, организация стимуляции и память.

Мы рассказали также и об альтернативном теории Орнштейна когнитивном подходе — о теории, согласно которой восприятие времени индивидуумом непосредственно зависит от того, на что в первую очередь направлено его внимание (когнитивно-аттенционная теория). Ее сторонники полагают, что внимание распределяется между обработкой информации о стимулах и обработкой информации о времени как таковом. В соответствии с этим чем меньше внимания уделяется индивидуумом обработке информации о стимулах, тем больше внимания он обращает на течение времени, и ему кажется, что проходит больше времени, чем на самом деле (именно поэтому стояние в очереди и кажется «бесконечным»). Напротив, когда человек поглощен конкретным делом (решает какую-либо проблему или проходит тестирование), ему кажется, что время идет быстрее.

Мы кратко рассказали о знакомом многим ощущении, которое выражается в том, что с возрастом время словно ускоряет свой бег. Мы высказали предположение, что такие сравнительно большие периоды, как промежутки между днями рождения и ежегодными праздниками, воспринимаются людьми относительно продолжительности собственной жизни: она служит для человека некой шкалой, с которой он сравнивает данный конкретный промежуток времени.

Затем мы кратко рассказали о том, как влияет на восприятие времени величина окружающего пространства, — об эмпирической относительности пространства и времени. Чем меньше визуальное пространство, тем более продолжительным кажется воспринимаемый отрезок времени. Справедливость этого положения была доказана в эксперименте с использованием визуальных дисплеев разного размера, о котором мы тоже рассказали.

В заключительном разделе этой главы мы рассмотрели вопрос о влиянии расстояния на восприятие времени и о влиянии времени на восприятие расстояния. Влияние продолжительности временнóго отрезка на расстояние называется тау-эффектом, а влияние физического расстояния на восприятие продолжительности временного отрезка — каппа-эффектом.

Ключевые слова

Биологические часы
Гипотеза Хогланда
Каппа-эффект
Когнитивно-аттенционная теория
Когнитивный таймер
Невременной механизм обработки информации
Обладание протяженностью (сжатость/растянутость времени)
Суточные ритмы
Тау-эффект
Теория Орнштейна (объем информации, сохраненной в памяти)
Эмпирическая относительность пространства и времени

Вопросы для проверки усвоения материала

1. Чем физическое время отличается от обладания протяженностью (сжатости/растянутости)? Какие сенсорные структуры и физические процессы обусловливают субъективное восприятие времени? Является ли ощущение времени непосредственным результатом перцепции? Возможно ли это?
2. Перечислите периодические, или циклические, изменения физиологических процессов, включая суточные ритмы, которые могут играть роль биологических часов.
3. В чем суть биологической теории восприятия времени, разработанной Хогландом? Обобщите доказательства ее правомочности. Как изменение температуры тела влияет на восприятие времени?
4. Обобщите информацию о влиянии лекарственных препаратов — стимуляторов и депрессантов — на восприятие времени.
5. В чем суть теории восприятия времени, основанной на объеме сохраненной в памяти информации (теории Орнштейна), и как она учитывает влияние изменения биологических факторов? Перечислите связанные с обработкой информации факторы, влияющие на восприятие времени. На чем основано и как проявляется их влияние? Расскажите о влиянии таких факторов, как количество событий, сложность стимулов, и о роли памяти.
6. Сравните когнитивно-аттенционную теорию, согласно которой восприятие времени непосредственно зависит от центра внимания, с теорией Орнштейна. Как направленность внимания влияет на восприятие времени? Что такое когнитивный таймер?
7. Исходя из когнитивно-аттенционной теории объясните смысл выражений «Вода в котле, за которым наблюдают, никогда не закипает» и «Счастливые часов не наблюдают».
8. Почему с возрастом людям начинает казаться, что время идет быстрее?
9. Какое влияние на восприятие времени оказывает величина визуального пространства? Что такое эмпирическая относительность пространства и времени?
10. Что такое тау-эффект и каппа-эффект? Расскажите о них.

Глоссарий

Абсолютная высота тона. Психологическое свойство тона, благодаря которому он воспринимается как низкий или высокий. Абсолютная высота тона зависит преимущественно от его частоты.

Абсолютный порог (лимен). Минимальная физическая интенсивность стимула, необходимая для его обнаружения.

Абсолютный (идеальный) слух. Редкая способность распознавать и воспроизводить отдельные музыкальные ноты без всякого музыкального эталона или стандарта.

Автокинетическое движение. Кажущееся движение стационарной светящейся точки в темноте.

Автостереограмма. Специальная форма стереограммы, содержащая полную информацию для обоих глаз в пределах одного напечатанного рисунка и не имеющая никаких монокулярных признаков. При выполнении соответствующих рекомендаций с ее помощью можно наблюдать стереоскопический эффект (пример автостереограммы представлен на рис. 9.27).

Агевзия. Отсутствие вкусовых ощущений.

Агнозия. Патологическое состояние, вызванное черепно-мозговой травмой и проявляющееся в том, что человек не способен визуально интегрировать отдельные элементы конфигурации таким образом, чтобы распознать объект. При этом остальные функции визуальной системы остаются в норме.

Адаптация. 1. Относительная утрата чувствительности, или возрастание порога, вследствие продолжительной или повторяющейся стимуляции. **2.** Процесс привыкания к изменениям освещенности — темновая и световая адаптация. В общем виде термином «адаптация» называют обратимые изменения состояния организма под воздействием окружающей среды.

Аддитивное смешение цветов. Происходит при « смешении» в зрительной системе световых лучей с разной длиной волны. Результирующее хроматическое ощущение является следствием воздействия обоих стимулов.

Акинетопсия. Форма проявления агнозии движения, проявляющаяся в том, что человек не способен воспринимать движение, в то время как в остальном визуальная система функционирует нормально.

Аккомодация. Механизм изменения формы хрусталика (его кривизны), благодаря которому изображение четко фокусируется на сетчатке. Кривизна хрусталика регулируется ресничной мышцей.

Аксон. Структурный элемент клетки, или нейрона, передающий информацию от тела клетки другим нейронам.

Акупунктура (иглоукалывание). Один из терапевтических методов лечения различных заболеваний и контроля болевых ощущений, созданный древней китайской медициной. Основан на введении специальных игл в определенные точки тела.

Акустический закон Ома. Феномен, заключающийся в том, что аудиальная система человека выполняет (в весьма приблизительном виде) анализ Фурье, раз-

деляя сложную звуковую волну на составляющие ее компоненты. Функционально это означает, что — в определенных пределах — человек слышит индивидуальные частоты, образующие сложный звук.

Акустический рефлекс. Одновременное рефлекторное сжатие мышц, связанных со слуховыми косточками среднего уха, при воздействии на аудиальную систему чрезмерно громких звуков. Акустический рефлекс снижает поток вибраций, проходящий через среднее ухо, и тем самым предохраняет чувствительные структуры внутреннего уха от избыточного звукового давления.

Альбедо (отражающая способность). Отношение количества света, отражаемого поверхностью или объектом, к количеству света, падающего на него.

Амблиопия. Утрата остроты зрения, не связанная непосредственно ни с одной из аномалий зрительной системы и не подлежащая оптической коррекции.

Амблиопия вследствие стимульной депривации (амблиопия вследствие анопсии). Форма амблиопии, проявляющаяся в том, что острота зрения одного глаза постоянно снижается вследствие его полного выключения из процесса зрения или ограниченного использования в критический период развития визуальной системы.

Амплитуда. Одно из основных свойств звуковых стимулов. Характеризует количество изменения давления, т. е. степень смещения (сжатия или разрежения) относительно положения покоя.

Амузия. Форма агнозии, которая проявляется в том, что человек, сохраняющий способность воспринимать речь и локализовать источники звуков, не может различать тембры и не узнает мелодии (также называется и музыкальной агнозией).

Анаглиф. Особая стереограмма, для получения которой одна картина из стереопары печатается поверх другой, причем эти картины окрашены в разные цвета, как правило, — красный и зеленый. Если рассматривать такую стереограмму через специальные очки с цветными стеклами, каждый глаз «отбирает» соответствующее ему единственное изображение (глаз с красным фильтром видит только зеленое изображение, а глаз с зеленым — только красное, и анаглиф воспринимается стереоскопически, как объемное изображение).

Анализ аудиальной сцены. Тенденция аудиальной системы анализировать сложную акустическую стимуляцию, состоящую из множества самостоятельных звуков, и идентифицировать их источники.

Анализ Фурье. Разложение сложной звуковой волны любой формы на компоненты, имеющие синусоидальную форму, основанное на теореме французского математика и физика Жана Батиста Фурье (1768–1830).

Аналитическая интроспекция. Ментальный анализ, требующий исключительно высокоорганизованных самонаблюдений, с помощью которого структуралисты попытались определить мельчайшие (не поддающиеся дальнейшему дроблению) фундаментальные единицы — элементарные ощущения, или «ментальные молекулы» восприятия.

Анизейкония. Аномалия зрения, проявляющаяся в том, что изображения объектов на сетчатках обоих глаз не равны между собой по величине, в результате чего между изображениями наблюдается существенная диспарантность.

Аномалоскоп. Специальный прибор, предназначенный для смешения цветов, с помощью которого можно измерить количество двух монохроматических цветов,

необходимое для получения третьего цвета, соответствующего монохроматическому.

Аномальный трихроматизм. Аномалия цветового зрения, проявляющаяся в том, что человеку для воспроизведения всех цветовых тонов спектра нужны иные соотношения трех основных цветов, чем человеку с нормальным цветовым зрением.

Анортоскопическое восприятие. Восприятие как единого целого фигуры, перемещающейся за экраном таким образом, что в каждый данный момент через стационарную смотровую щель виден лишь ее небольшой фрагмент. Термин «анортоскопическое восприятие», что в дословном переводе с греческого означает «неправильное, или ненормальное восприятие», предложен в XIX в Золлнером и Гельмгольцем для обозначения предъявления стимула по частям.

Аносмия. Нечувствительность к запахам. Отсутствие обоняния.

Аспартам. Низкокалорийный заменитель сахара, получаемый из двух аминокислот — из аспартамовой кислоты и фенилаланина. По своей калорийности аспартам эквивалентен тростниковому сахару, но примерно в 200 раз слаще его, вследствие чего употребляется в значительно меньшем количестве

Астигматизм. Аномалия зрительной системы, причиной которой является несимметричная и отличная от сферической поверхность роговицы. Людям, страдающим астигматизмом, одни элементы визуального паттерна (либо горизонтальные, либо вертикальные) представляются более размытыми, чем другие.

Аудиальная адаптация. Снижение чувствительности к определенному аудиальному стимулу, наступающее в результате его продолжительного воздействия.

Аудиальные потоки. Группы звуков, обладающие общими свойствами и воспринимаемые как исходящие от одного источника

Аудиограмма. График, получаемый в результате обследования слуха с помощью аудиометра и показывающий любое отклонение от нормальной чувствительности, т. е. содержащий информацию о понижении слуха (в децибелах) для каждой из тестовых частот.

Аудиометр. Прибор, с помощью которого могут быть получены чистые тона разных частот и оценена потеря слуха к каждой из них

Афазия. Общее название, объединяющее различные нарушения речи.

Афферентное кодирование. Паттерн возникновения потенциалов действия, или кодирование, группы рецепторных клеток или нервных волокон, связанных с определенным ощущением.

Афферентные (сенсорные) нервы. Нервы, по которым сенсорная информация поступает в мозг.

Афферентные сигналы. Нейронные сигналы, поступающие от сенсорного органа в мозг. Входящая сенсорная информация.

Ахроматопсия. Редкая аномалия зрительной системы, проявляющаяся в том, что человек вследствие кортикальной патологии полностью лишается цветового зрения.

Базилярная мембрана. Мембрана, на которой лежат волосковые клетки органа Корти.

Барабанная перепонка. Тонкая волокнистая мембрана, отделяющая наружный слуховой проход от барабанной полости среднего уха, «запечатывающая» эту полость. Звуковое давление вызывает вибрацию барабанной перепонки, и именно на ней звуковое давление преобразуется в механическое движение.

Барабанный канал. Нижний канал внутреннего уха.

Бегущая волна. Уникальная форма волнового движения, при котором максимальному смещению предшествует прохождение определенных точек. Полагают, что в улитке внутреннего уха возникает именно бегущая волна.

Биения. Восприятие при одновременном воздействии двух звуков одинаковой интенсивности, лишь незначительно отличающихся по высоте, одного пульсирующего тона одной высоты, примерно равной среднему значению высот обоих тонов, но с периодически изменяющейся громкостью, которая то возрастает, то идет на убыль.

Бинауральные признаки. Признаки, облегчающие локализацию источника звука при одновременной стимуляции обоих ушей.

Бинокулярная диспарантность (бинокулярный параллакс). Разница между двумя ретинальными изображениями, благодаря которой возможно восприятие глубины и трехмерности пространства. Называется также *ретинальной диспарантностью.*

Бинокулярное перекрывание. Участок поля зрения, видимый обоими глазами.

Бинокулярное соперничество. Феномен, возникающий при условии, когда каждому глазу предъявляется свой стимул. В какой-то момент времени один из этих стимулов становится доминирующим, а восприятие второго подавляется.

Бинокулярные признаки. Признаки глубины и расстояния, для восприятия которых требуются оба глаза.

Биологические часы. Гипотетический внутренний «часовой механизм» мозга, контролирующий скорость обменных процессов и ритм «субъективного» времени.

Биологическое движение. Восприятие паттерна движения, возникающего при перемещении одушевленных объектов вообще, и в первую очередь — человека (термин введен Г. Йохансcоном).

Биполярные клетки. Клетки промежуточного слоя сетчатки, передающие нервные импульсы от рецепторов ганглиозным клеткам.

Бланкирование речи. Способ прерывания устной речи при ее изучении в лабораторных условиях, заключающийся в том, что экспериментатор периодически изымает из речевого потока определенные фрагменты, для чего то включает, то выключает звук, или «замазывает» их попеременным включением и выключением маскирующего шума.

Ближайшая точка ясного видения, или ближайшая точка аккомодации. Минимальное расстояние, на котором наблюдатель ясно видит объект.

Блок-портрет. Портрет, полученный в результате компьютерной обработки традиционного портрета, после которой его делят на маленькие квадраты, или блоки, таким образом, что при типографском воспроизведении каждый блок сохраняет присущую соответствующему участку исходного портрета среднюю интенсивность света и тени, т. е. светимость поэлементно усреднена, или оцифрована.

Болевая асимболия. Аномалия восприятия болевых ощущений, проявляющаяся в том, что человек, сохранивший нормальную болевую чувствительность, оказывается индифферентным к боли Он также не понимает смысла боли и не демонстрирует свойственного всем людям стремления избежать ее

Болезнь Меньера. Болезнь, причиной которой является повышенное давление в вестибулярном органе и многие симптомы которой идентичны симптомам локомоционной болезни.

Букет. Сочетание сенсорных эффектов, влияющих на восприятие пищи, включая ее вкус, запах, консистенцию, температуру, цвет, остроту и звуки, сопровождающие ее пережевывание

Быстро адаптирующиеся (БА) волокна. Нервные волокна, связывающие кожные рецепторы с нейронами мозга БА-волокна реагируют только на начало и окончание стимуляции давлением и не реагируют на продолжительное, монотонное давление.

Вергентные движения. Движения глаз, смещающие глаза по горизонтали в противоположных направлениях таким образом, что происходит сведение и разведение зрительных линий, в результате чего оба глаза могут сфокусироваться на одном объекте.

Верхние бугорки четверохолмия. Отдел верхней части среднего мозга, участвующий в координации некоторых движений глаз с визуальными и постуральными рефлексами.

Вестибуло-окулярные движения. Рефлекторные движения глаз, возникающие под влиянием стимуляции вестибулярного аппарата среднего уха, когда движения корпуса или головы совершаются для стабилизации взгляда на каком-либо объекте

Вестибулярный аппарат (вестибулярные органы). Органы, связанные с внутренним ухом и «ответственные» за сохранение позы, поддержание равновесия и общую ориентацию организма в пространстве Вестибулярный аппарат млекопитающих образован взаимосвязанными и функционирующими в качестве рецепторов сферическим мешочком, эллиптическим мешочком (маточкой) и полукружными каналами.

Вестибулярный канал. Верхний канал улитки (внутреннее ухо).

Вестибулярный нистагм. Ритмичные, рефлекторные, похожие на тремор, движения глаз, совершаемые в ответ на стимуляцию полукружных каналов при вращении тела.

Височная доля. Доля коры головного мозга, воспринимающая и обрабатывающая аудиальную информацию.

Вкусовая почка. Основной рецептор вкуса Эти специализированные органы вкуса располагаются в невидимых невооруженным глазом ямках и желобках полости рта, гортани, глотки, а также на внутренней поверхности щек, на мягком небе (верхней стенке ротовой полости) и вдоль дорсальной поверхности языка.

Внутренние волосковые клетки. Специализированные волосковые клетки, лежащие на поверхности органа Корти и являющиеся трансдукторами звука Внутренние волосковые клетки кодируют информацию о частоте звука.

Воздушная перспектива. Монокулярный источник информации (монокулярный признак глубины или расстояния), проявляющийся в том, что те предметы, ретинальные образы которых достаточно отчетливы, воспринимаются нами как менее удаленные, чем те объекты, ретинальные образы которых размыты или лишены четкости по какой-либо причине.

Волокна, «настроенные» на определенную частоту. Группа слуховых нервных волокон, максимально чувствительных к очень узкому интервалу звуковых частот. Каждое из таких «настроенных» волокон имеет свою характеристическую, или *лучшую, частоту,* к которой оно наиболее чувствительно.

Вомероназальная система. Система химической коммуникации, предназначенная для распознавания больших молекул относительно нелетучих веществ, восприятие (рецепция) которых в большинстве случаев требует прямого физического контакта (например, лизания).

Восстановленное зрение. Клиническое изучение восприятия визуальной информации слепыми от рождения или утратившими зрение в раннем детстве взрослыми людьми, которым зрение было возвращено в результате хирургического вмешательства.

Восходящие процессы. Один из подходов к трактовке перцептивной обработки информации, заключающийся в том, что она начинается с анализа таких простых, базовых сенсорных отличительных признаков, как профили светимости и пространственные частоты, которые затем интегрируются в идентифицируемые паттерны и формы.

Временна́я (частотная, или телефонная) теория. Трактовка механизма кодирования информации о частоте звука структурами внутреннего уха, в соответствии с которой базилярная мембрана колеблется как единое целое, воспроизводя колебания звука, и частота импульсов, поступающих в слуховой нерв, определяет воспринимаемую высоту звука.

Временный сдвиг слухового порога (ВССП). Мера временной потери слуха, или изменения пороговой чувствительности, вследствие воздействия интенсивного аудиального стимула.

Время, необходимое для возникновения звукового сигнала. Короткий промежуток времени между выдохом и колебанием голосовой связки, возникающий при произнесении некоторых звуков. Например, при произнесении звука [b] этот промежуток времени короче, чем при произнесении звука [p].

Высота тона. Параметр, характеризующий воспринимаемую высоту музыкальных звуков (рис. 14.6).

Габитуация. Процедура, заключающаяся в выработке привыкания к какому-либо определенному стимулу. Используется для изучения восприятия цвета младенцами. В данном случае термином «габитуация» обозначается явление, заключающееся в том, что младенец обращает меньше внимания на те стимулы, которые ему часто предъявляют, т. е. он задерживает на них взгляд на более короткое время, или привыкает к ним.

Ганглиозные клетки. Средний слой нейронов сетчатки, аксоны которых образуют зрительный нерв.

Ганцфельд. Полностью лишенное текстуры, однородное и равномерно освещенное поле.

Гаптическая система. См. *Осязание.*

Гармоника. Колебание, являющееся составляющей сложного колебания и имеющее частоту, кратную частоте основного колебания. В музыке гармоника называется *обертоном.*

Геоны. Базовые трехмерные геометрические модули, разные сочетания которых дают объекты практически любой формы. Под каким бы углом зрения геоны ни рассматривались, их легко отличить друг от друга и они не подвержены никаким зрительным искажениям.

Герц. Единица измерения частоты, названная в честь немецкого физика Генриха Герца. В акустике используется для обозначения числа полных циклов изменения звукового давления в 1 с.

Гештальтистские факторы группирования. Введенное в научный оборот гештальт-психологами представление о фундаментальной организующей тенденции воспринимать поле зрение на основе таких факторов, как сходство, взаимосвязь и взаимное расположение элементов.

Гештальт-психология. Возникшее в Германии направление в психологической науке, основой которого является представление об организованной природе восприятия, развитое Вертхаймером, Кёхлером и Коффкой. В переводе с немецкого слово *Gestalt* означает «форма» или «конфигурация».

Гипергевзия. Повышенная вкусовая чувствительность.

Гиперметропия (гиперопия). Дефект зрения, возникающий вследствие недостаточной способности хрусталика вызывать преломление лучей, обусловленной либо его слабостью, либо тем, что сетчатка расположена слишком близко к хрусталику. Называется также *дальнозоркостью.*

Гиперосмия. Обостренная чувствительность ко всем или некоторым запахам.

Гиперсложные клетки. Кортикальные клетки, рецептивные поля которых обладают максимальной чувствительностью к перемещающимся стимулам и к стимулам определенной длины, ориентированным в пространстве определенным образом.

Гипогевзия. Пониженная вкусовая чувствительность.

Гипосмия. Пониженная чувствительность ко всем или к некоторым запахам.

Гипотеза «занятой линии». Гипотеза, предложенная для объяснения возрастания порога чувствительности к одному, тестовому, тону вследствие присутствия другого, маскирующего, тона и основанная на анализе взаимного наложения и взаимодействия паттернов смещений базилярной мембраны. Согласно этой гипотезе, маскирующий тон возбуждает ту же самую группу нервных волокон, что и тестовый тон, «мешая им отреагировать» на стимуляцию последним.

Гипотеза кажущейся удаленности (гипотеза инвариантности размера и удаленности). Гипотеза, в соответствии с которой между кажущимся размером и кажущейся удаленностью существует линейная зависимость: более удаленный предмет кажется и бо́льшим по величине.

Гипотеза, основанная на конвергенции глаз. Гипотеза, предложенная для объяснения иллюзии Луны и состоящая в том, что кажущийся размер Луны зависит от степени конвергенции глаз наблюдателя относительно его головы.

Гипотеза Хогланда. Теория, согласно которой в мозге существуют некие биологические часы, регулирующие обменные процессы в организме и влияющие на восприятие течения времени.

Глаукома. Заболевание, вызванное повреждением сетчатки и атрофией зрительного нерва вследствие повышения внутриглазного давления. Глаукома приводит к значительному понижению остроты зрения и сужению поля зрения.

Глобальное стереоскопическое зрение. Процесс, лежащий в основе восприятия стереограмм, образованных случайными конфигурациями точек, требующий полного, или глобального, сравнения диспарантных элементов, общих для обеих половин стереопары.

Гомункулус. Сравнительное топографическое пространственное представительство поверхностей тела в коре головного мозга.

Горизонтально-вертикальная иллюзия. Иллюзия длины, возникающая при восприятии конфигураций, аналогичных букве «Т», и проявляющаяся в том, что вертикальная линия кажется значительно длиннее горизонтальной.

Гороптер. Поверхность, на которой лежат все точки пространства, проецируемые на корреспондирующие точки сетчатки обоих глаз и воспринимаемые как одно изображение.

Градиент текстуры. Постепенное изменение величины, формы или пространственного расположения элементов, образующих паттерн микроструктуры, свойственное большинству поверхностей и воспринимаемое как признак удаленности. По мере увеличения удаленности поверхность постепенно перестает восприниматься как зернистая и начинает казаться более однородной.

Громкость. Аудиальное ощущение, или психологический параметр, определяемый амплитудой звуковой волны. Звуковые волны с большими амплитудами воспринимаются как громкие звуки, а звуковые волны с небольшими амплитудами — как звуки малой интенсивности.

Дважды оппонентные рецептивные поля. Рецептивные поля нейронов зрительной (стриарной) коры головного мозга. Рецептивные поля этих нейронов представляют собой концентрические окружности, причем оба поля обладают диаметрально противоположными оппонентными свойствами, т. е. они реагируют на оппонентные цвета таким образом, что если центральное поле возбуждается под действием какого-либо цвета, то периферическое при этом тормозится. Дополнительный же первому цвет оказывает на них противоположное действие.

Двигательные (эфферентные) нервы. Нервы, передающие мышцам сигналы из головного и спинного мозга.

Движения смешанного типа. Функциональная категория движений глаз, включающая движения разных типов. Например, слежение за объектом, перемещающимся в глубине, требует саккадических, следящих и вергентных движений глаз.

Двойственное восприятие. Феномен, заключающийся в том, что при определенных условиях один и тот же физический стимул одновременно может восприниматься и неречевой (психоакустической), и фонетической (речевой) модальностями.

2,5-мерный эскиз. В соответствии с информационным подходом к трактовке механизма восприятия — вторая стадия процесса восприятия, в которой *первичный набросок* анализируется с целью определения ориентации и глубины контуров и структур физического мира (предметов и объектов) *относительно наблюдателя*.

Дегустация. Определение вкуса чего-либо.

Дейтераномалия. Форма аномального трихроматизма У дейтераномалов понижена чувствительность к зеленоватым тонам, поэтому им для составления смеси красного и зеленого, соответствующей по цвету желтому цвету, требуется больше зеленого, чем людям с нормальным цветовым зрением.

Дейтеранопия. Разновидность дихроматизма, проявляющаяся в неспособности отличить зеленый цвет от красного и в относительной нечувствительности к средним волнам, воспринимаемым людьми с нормальным цветовым зрением как зеленый цвет.

Декоррелированная обратная связь. Ситуация, возникающая при несоответствии сенсорной реакции окружающей обстановки активным действиям индивидуума по отношению к этой обстановке. В этих условиях адаптация невозможна.

Дендриты. Отходящие от тела клетки, или нейрона, разветвленные структуры, получающие нейронную информацию от других клеток и передающие ее ядру клетки.

Детекторы отличительных лингвистических признаков. Гипотетические детекторы восприятия речи, которые, как полагают, «настроены» на восприятие специфических, определенных характеристик и отличительных признаков речевых сигналов.

Децибел (дБ). Стандартная единица измерения интенсивности, или амплитуды, звука. Соответствует одной десятой бела, а один бел — десятичный логарифм отношения энергий (или интенсивностей). Для расчета интенсивности в децибелах нередко используется формула:

$$N_{дБ} = 20 \log P^e/P^r,$$

где $N_{дБ}$ — число децибел, P^e — звуковое давление, которое нужно выразить в децибелах, P^r — стандартное давление, с которым сравнивается измеряемое давление и которое равно 0,0002 дин/см^2. Звуковое давление, которое должно быть выражено в децибелах, (P^e), сравнивается с определенным стандартным давлением, близким по значению к порогу аудиальной чувствительности человека (для звука с частотой 1000 Гц).

Диабетическая ретинопатия. Заболевание пожилых людей, страдающих диабетом, проявляющееся в хрупкости кровеносных сосудов и капилляров сетчатки, что становится причиной частых кровоизлияний. Ретинальные изображения становятся размытыми и искаженными, а «близкая работа» — трудновыполнимой.

Дислексия. Аномалия зрения, затрудняющая чтение вследствие перцептивных ошибок при восприятии букв. Например, одна из распространенных ошибок заключается в том, что букву «б» принимают за «д».

Динамическая острота зрения. Одна из форм проявления остроты зрения. Оценивается по обнаружению перемещающегося тест-объекта и определению его положения в пространстве.

Динамическая перспектива. Динамический признак глубины и удаленности, источником которого является постоянное изменение перспективы или позиции, с которой наблюдатель воспринимает объекты, т. е. паттерн оптического потока, создаваемый движением к поверхностям или параллельно им.

Дисгевзия. Одна из форм дисфункции системы восприятия вкуса. Наиболее распространенными проявлениями дисгевзии являются устойчивый металлический или кислый вкус во рту, а также чувство жжения, никак не связанные с тем, что человек в данный момент ест.

Диск зрительного нерва. Участок глазного дна, являющийся местом выхода зрительного нерва из глазного яблока. Этот участок полностью лишен фоторецепторов, а потому нечувствителен к стимуляции светом, в связи с чем соответствующее ему поле зрения и называется *слепым пятном.*

Диссонанс. Производящая неприятное впечатление комбинация звуков, не сочетающихся друг с другом.

Дифференциальный порог (лимен). Минимальная обнаруживаемая разница между двумя стимулами (при данном уровне стимуляции). Также называется *порогом различения, или едва различимой разницей.*

Дихотическое слушание. Ситуация, при которой каждому уху одновременно предъявляется разные стимулы.

Дихроматизм. Аномалия цветового зрения, которая проявляется в том, что для получения любого цвета спектра человеку достаточно двух исходных цветов (длин волн), а не трех, как людям с нормальным цветовым зрением.

Длина волны. Физический параметр световых и звуковых волн. Длина звуковой волны характеризует расстояние между двумя ее подошвами и определяет одно из психологических свойств звука — его высоту. Длина световой волны определяет воспринимаемый цветовой тон света.

Доля коры головного мозга. Анатомически различимая зона коры мозга, выполняющая специфическую функцию.

Евстахиева труба. Структурный элемент среднего уха, связывающий его с глоткой, благодаря которому давление в среднем ухе равно атмосферному. Выравнивание давлений происходит при открывании рта.

Едва различимая разница (ЕРР). Минимальное детектируемое изменение величины стимула. См *Дифференциальный порог.*

Естественный отбор. Одно из положений эволюционной теории, согласно которому наследуемые признаки, благоприятствующие выживанию и репродукции биологических видов, сохраняются (естественным образом отбираются) и передаются последующим поколениям, а те признаки, которые вредны для выживания и репродукции, — отмирают.

Желтое пятно. Центральная часть сетчатки, отмеченная желтым пигментом, в которую входит центральная ямка и прилегающие к ней участки.

Закон Блоха. Постулат, в соответствии с которым в определенных пределах порог визуальной чувствительности (*C*) равен произведению интенсивности (*I*) на

время (T), т. е. $C = I \times T$. Следовательно, стимулы одинаковой интенсивности и одинаковой продолжительности одинаково распознаваемы. Эта закономерность также известна под названием закон Бунзена—Роско.

Закон (отношение) Вебера. Психофизический принцип, согласно которому чем больше величина стимула (I), тем больше должна быть разница между ним и другим стимулом (ΔI), чтобы эти два стимула были восприняты как разные. В математической форме закон Вебера может быть записан следующим образом:

$$\Delta I / I = k,$$

где k — константа, разная для разных сенсорных модальностей.

Закон прегнантности. Основополагающий гештальт-принцип, постулирующий существование тенденции к восприятию самой простой и стабильной фигуры из всех возможных перцептивных альтернатив. Также называется *законом хорошей конфигурации.*

Закон Рикко. В определенных пределах вероятность обнаружения всех стимулов одинаковой интенсивности, стимулирующих один и тот же участок сетчатки, одинакова. Этот постулат имеет следующее математическое выражение:

$$A \times I = C,$$

где A — площадь участка сетчатки, I — интенсивность стимула, а C — постоянная, равная величине порога.

Закон Фехнера. Основной закон психофизики, сформулированный Густавом Фехнером в 1860 г. и гласящий, что величина ощущения является логарифмической функцией сигнала.

Закон Эммерта. Воспринимаемая величина последовательного образа тем больше, чем более он удален от наблюдателя.

Запахи, связанные с определенными эпизодами. Запахи, которые ассоциируются у человека с какими-либо реальными событиями его жизни.

Затененность и светимость участков плоской картины и их чередование являются потенциальными источниками информации о глубине и удаленности и влияют на восприятие наблюдателем кажущегося расположения объектов и поверхностей по отношению к нему.

Затылочная доля коры головного мозга. Доля коры, расположенная в задней части мозга. Является первичной кортикальной проекционной зоной зрения.

Звуковая волна. Паттерн изменений давления воздуха во времени, представленный графически в виде серий пиков и «подошв».

Зеленый фотопигмент. Фотопигмент, содержащийся в колбочках, избирательно чувствительных к волнам средней длины (к так называемому «зеленому» свету).

Знакомый размер. Не будучи визуальным признаком глубины и удаленности в строгом смысле этого понятия, наше знание о размерах окружающих нас объектах позволяет нам достаточно точно оценить их на основании собственных воспоминаний.

Зрачок. Окруженное радужкой круглое черное отверстие, через которое в глаз проникает свет.

Зрительная маскировка. Ухудшение восприятия тест-объекта вследствие предъявления непосредственно перед ним или сразу же после него другого стимула.

Зрительный обрыв. Специальное приспособление (аппарат) для изучения восприятия глубины, состоящий из пластины органического стекла, которая закрывает текстурированную поверхность. Та часть пластины, которая лежит непосредственно на этой поверхности, может быть условно названа «безопасной площадкой», а та, что лежит на противоположной, расположенной немного ниже стороне, — «обрывом».

Зрительный перекрест (хиазма). Зона на Х-образном участке зрительной системы, в которой перекрещиваются и уходят в противоположное полушарие волокна зрительного нерва, выходящие из внутренних, или носовых (назальных), половин сетчатки каждого глаза.

Зрительный плен. Доминирование визуального ощущения над тактильным. Проявляется в том, что на ощупь объект воспринимается по величине и форме таким, каким он видится.

Избирательная аносмия. Дисфункция обонятельной системы, проявляющаяся в том, что человек не способен воспринимать один или несколько определенных запахов.

Иллюзии контраста. Зрительные иллюзии, проявляющиеся в искажении восприятия стимулов в результате противоположного, или контрастного, влияния окружающих их, или контекстуальных, стимулов, в которые они включены. См. главу 10.

Иллюзии Эймса. Иллюзии, созданные А. Эймсом для доказательства влияния предшествующего опыта наблюдателя на его восприятие и тесно связанные с перцептивной теорией, известной под названием *трансакционизм*. Показательным примером иллюзий Эймса является *«трапециевидное окно»*, описанное в главе 10.

Иллюзия Аристотеля. Иллюзорное тактильное ощущение, открытие которого приписывается Аристотелю. Заключается в том, что стимуляция одним-единственным стимулом двух перекрещенных соседних пальцев вызывает два не связанных друг с другом ощущения (рис. 16.10).

Иллюзия водопада. Пример эффекта последействия движения, которое проявляется в том, что неподвижная сцена кажется движущейся вверх, если до этого в течение некоторого времени смотреть на падающую воду.

Иллюзия заполненного и пустого пространства. Иллюзорное восприятие заполненного пространства как более протяженного, чем равное ему по величине, но пустое пространство.

Иллюзия Луны. Иллюзорное восприятие, проявляющееся в том, что Луна у горизонта кажется значительно больше, чем Луна в зените.

Иллюзия Мюллера-Лайера. Геометрическая иллюзия длины. Две одинаковые по длине линии кажутся разными вследствие влияния «наконечников». См. главу 10.

Иллюзия перекошенной комнаты. Одна из *трансакционистских* иллюзий (иллюзий Эймса). Два человека в комнате, которая кажется нормальной, но на самом деле имеет чрезвычайно искаженные пропорции, воспринимаются как ненормально отличающиеся друг от друга по росту. См. главу 10.

Иллюзия Поггендорфа. Искаженное восприятие направления концов диагонали, имеющее место тогда, когда основная часть диагонали закрыта каким-нибудь объектом или поверхностью. См главу 10.

Инварианты. Источники динамической информации об окружающей наблюдателя обстановке, остающиеся постоянными, несмотря на его перемещения, изменения окружающей обстановки и изменения ретинального образа. Например, *скорость изменения* размера элементов текстуры поверхности в отраженном от нее свете постоянна для разных поверхностей и для разных расстояний.

Индивидуальная система ориентации. Управляемая компьютером портативная навигационная система, назначение которой — помочь незрячим людям, ведущим активный образ жизни, ориентироваться в пространстве.

Индуцированное движение. Ощущение движения стационарного стимула, вызванное движением находящегося рядом с ним другого стимула.

Инерция зрения. Феномен, связанный с тем, что вследствие замедленной нейронной реакции на стимуляцию впечатление от стимула может остаться даже *после* его исчезновения.

Интенсивность. Термин, используемый для характеристики величины физической энергии, стимулирующей какой-либо сенсорный орган.

Интерауральное различие в интенсивности. Разница в интенсивности, возникающая в тех случаях, когда звук, достигающий одного уха, отличается по интенсивности от звука, достигающего второго уха. Является признаком, облегчающим локализацию источников звуков, и в первую очередь — источников высокочастотных звуков.

Интерауральное различие во времени. Разница во времени, возникающая в тех случаях, когда звук достигает одного уха раньше, чем другого. Является признаком, облегчающим локализацию источников звуков, и в первую очередь — источников низкочастотных звуков.

Интерпозиция (частичное загораживание). Частичная маскировка или перекрывание одного объекта другим. Принадлежит к числу монокулярных пространственных признаков и является признаком глубины или удаленности: если один объект частично закрыт другим, наблюдателю кажется, что тот объект, который виден целиком, находится на более близком расстоянии.

Информационный подход. Подход к изучению представления и обработки визуальной информации, основанный на использовании компьютерных технологий и искусственного интеллекта. По мнению его создателя, Д. Марра, зрительная система постадийно анализирует ретинальный образ точно так же, как компьютер решает сложные задачи. Следовательно, такие перцептивные действия, как распознавание объекта, представляют собой результат этого анализа.

Искажение ответа. Такие факторы несенсорного характера, как мотивация и ожидания наблюдателя, участвующего в эксперименте по обнаружению сигналов, способные повлиять на решение наблюдателя об их присутствии или отсутствии.

Кажущееся движение. Восприятие движения при стимуляции неподвижным стимулом.

Кажущееся перекрывание. Тенденция воспринимать все незавершенные, неполные элементы сложной композиции как нечто закрытое, или перекрытое, цент-

ральной фигурой Чем отчетливее проявляется внутри конфигурации эта тенденция, тем быстрее возникают *субъективные контуры*. Субъективные контуры иллюзорны, поскольку на самом деле никакого физического перекрывания нет.

«Камера без эха» (заглушенная камера). Камера без отражающих звук поверхностей и свободная от эха, предназначенная для проведения определенных акустических экспериментов.

Каппа-эффект. Феномен, заключающийся в том, что физическое расстояние между двумя стимулами, обозначающими начало и конец какого-то временно́го интервала, например расстояние между двумя электрическими лампочками, зажигание одной из которых обозначает его начало, а второй — конец, влияет на восприятие продолжительности этого временно́го интервала.

Капсаицин. Действующее начало красного стручкового перца, паприки, активно раздражающее рецепторы, иннервируемые свободными окончаниями тройничного нерва. Раздражающее действие капсаи- цина проявляется в ощущений сильного жжения, возникающего при попадании в рот ничтожных количеств красного перца.

Карусельный эксперимент. Классический эксперимент Хельда и Хайна (1963), в котором котята приобретали либо активный опыт (в результате совершения активных действий в ответ на оптическую стимуляцию), либо пассивный (пассивное движение, не связанное с оптической стимуляцией). На основании этого эксперимента был сделал вывод о том, что формирование эффективной перцептивно-моторной координации возможно только на базе активного опыта. См. главу 11.

Катаракта. Помутнение хрусталика глаза, приводящее сначала к ухудшению, а затем и к утрате зрения.

Категориальная перцепция. Феномен, заключающийся в том, что способность к различению объектов, принадлежащих к *одной* категории, значительно уступает различительной способности по отношению к объектам *разных* категорий. Применительно к восприятию речевых звуков категориальная перцепция означает, что труднее отличить друг от друга разные формы одной и той же согласной [*p*], чем две согласные [*p*] и [*b*], принадлежащие к разным категориям согласных.

Кинестезия. Восприятие положения в пространстве верхних и нижних конечностей и других мобильных частей тела, а также их движения.

Кинетический эффект глубин. Перемещающиеся двухмерные паттерны, воспринимаемые как трехмерные.

Клубочек. Область контакта — синапс — обонятельной луковицы мозга с обонятельными нервными волокнами, отходящими от обонятельных рецепторных клеток.

«Кляксы». Скопления цвето-оппонентных клеток, структура и функционирование которых сложнее, нежели организация ганглиозных клеток сетчатки или ЛКТ, и которые реагируют исключительно на цвет. Эти скопления в виде темных участков, похожих на регулярную мозаику или образованные точками узоры, находятся в слоях, лежащих над зрительной, или стриарной, корой.

Когнитивная нейрология. Междисциплинарная область науки, возникшая на базе психологии и биологии и изучающая на нейронном уровне роль мозга в перцептивно-когнитивных процессах.

Когнитивно-аттенционная теория восприятия времени. Когнитивная теория, согласно которой субъективное восприятие течения времени непосредственно зависит от центра внимания. Сторонники этой теории исходят из того, что внимание человека распределено между двумя «процессорами» — между «процессором», обрабатывающим информацию невременнóго характера, и когнитивным таймером, обрабатывающим временнýю информацию.

Когнитивное решение. Термин, введенный И. Роком для объяснения результирующего эффекта светимости, усиливающего субъективные контуры. Кажущееся перекрывание и определенная доля когнитивного домысла способствуют осмысленному восприятию некоторых необычных конфигураций.

Когнитивные компоненты. Компоненты когнитивной природы, такие, например, как предшествующий опыт, внимание и константность восприятия, вносящие свой вклад в возникновение некоторых иллюзий.

Когнитивный таймер. Гипотетическая модальность, связанная с вниманием и вовлеченная в восприятие времени. Обрабатывая и кодируя информацию временнóго характера, эта гипотетическая модальность обостряет ее осознание человеком.

Кожная чувствительность. Сенсорный эффект, возникающий в результате стимуляции кожи такими стимулами, как прикосновение, температура и боль.

Колбочки. Фоторецепторы сетчатки, «ответственные» за цветовое зрение и за остроту зрения. Плотность колбочек максимальна в центральной ямке и минимальна — на периферии сетчатки. В среднем в сетчатке содержится от 6 до 8 миллионов колбочек. См. также *L-, M-* и *S-колбочки.*

Комплементарные цвета. Цвета с двумя разными длинами волн, которые при смешении в правильной пропорции дают монохроматический серый или белый цвет. На цветовом круге комплементарные цвета располагаются напротив друг друга.

Комплементарный последовательный образ. Если после продолжительной фиксации взгляда на окрашенном стимуле перевести взгляд на ахроматическую поверхность, возникает комплементарный последовательный образ — ощущение цвета, комплементарного тому, в который был окрашен первый стимул.

Конвергенция. Сведение глазных яблок при скоординированной фиксации на близкорасположенных объектах.

Кондуктивное понижение слуха. Понижение слуха, вызванное нарушением проводящего механизма аудиальной системы. Кондуктивное понижение слуха примерно в равной мере распространяется на все частоты. Известно также под названием *трансмиссионной потери слуха.*

Коннекционистская модель. Ориентированный на обработку сенсорной информации подход к восприятию, основанный на том, что сенсорная система имеет огромное, но конечное число функционирующих нейронных единиц и что паттерн нейронных связей отражает специфические признаки сложного раздражителя.

Консонанс. Гармоничное, приятно звучащее сочетание музыкальных тонов.

Константность восприятия. Тенденция к восприятию физических свойств объектов неизменными вопреки изменению освещенности, удаленности и позиции наблюдателя. В книге подробно рассказано о четырех формах константности восприятия: о константности восприятия цвета (глава 5) и о константности восприятия светлоты, размера и формы (глава 10).

Константность восприятия размера. Тенденция к восприятию размеров объектов как относительно постоянных, несмотря на изменения расстояния, с которого они рассматриваются, и величины их сетчаточных изображений.

Константность восприятия светлоты. Константность светлоты объекта или поверхности вопреки изменениям в их освещенности.

Константность восприятия формы. Тенденция к восприятию объекта как относительно инвариантного по форме вне зависимости от позиции, с которой он рассматривается, и от формы его ретинального образа.

Константность восприятия цвета. Тенденция к восприятию цвета объекта постоянным вне зависимости от длины волны освещающего его света.

Конструктивистский подход. Один из психологических подходов к трактовке восприятия, согласно которому восприятие представляет собой *ментальную конструкцию,* основанную на когнитивных стратегиях, предшествующем опыте, пристрастиях, ожиданиях и т. д.

Контекст. Влияние фона или окружения на восприятие.

Контролирующая роль мозга. Феномен, заключающийся в том, что в некоторых перцептивных процессах одно полушарие мозга доминирует над другим. Называется также и *мозговой асимметрией.*

Контуры равной громкости. Полученные психофизическими методами контуры, или кривые, описывающие звуки разной частоты и интенсивности, воспринимаемые испытуемыми как одинаково громкие. Все звуки, лежащие на одной кривой, воспринимаются как одинаково громкие, хотя их частоты и интенсивности могут быть разными. Подобные кривые могут быть построены для разных значений громкости, следовательно, громкость является функцией частоты. Эти кривые также называют *изофоническими контурами,* или — в честь авторов, которые первыми ввели их в научный оборот, — *кривыми Флетчера—Мансона.*

Концевая синаптическая луковичка. Место соединения аксона нервной клетки (нейрона) с дендритом другого нейрона.

Кора головного мозга. Тонкая (2 мм) внешняя оболочка полушарий мозга. Кора головного мозга человека является центром высших когнитивных процессов и обработки сенсомоторной информации.

Корреспондирующие сетчаточные точки. Идентичные точки центральных ямок левого и правого глаз, в результате стимуляции которых два изображения стимула сливаются в одно и он воспринимается в единственном числе.

Кортиев орган. Общее название улитковой сенсорной структуры, содержащей рецепторы слуха — волосковые клетки и лежащей между базилярной и текториальной мембранами.

Кортикальное увеличение. Неравное распределение кортикального представительства между центральной ямкой и периферийной сетчаткой. Функционально это означает, что с центральной ямкой, «ответственной» за остроту зрения, связан сравнительно большой кортикальный участок.

Костная передача звука. Процесс, в результате которого звук попадает в улитку внутреннего уха скорее через кости черепа, нежели через обычные звукопроводящие структуры.

Красный фотопигмент. Фоточувствительный пигмент, содержащийся в колбочках, чувствительных к коротким волнам (к так называемому «красному» свету).

Кривые рабочей характеристики приемника (РХП). Кривая, иллюстрирующая связь между относительными количествами попаданий и ложных тревог в эксперименте по обнаружению сигнала, интенсивность которого постоянна.

Кривые смешения цветов. Кривые, отражающие количественный состав смесей трех основных цветов, соответствующих цвету того или иного монохроматического света.

Кривые спектрального порога. Кривые, отражающие зависимость относительного количества лучистой энергии, необходимого для достижения порога, от длины волны для фотопического и скотопического зрения. Пороговая чувствительность зависит от длины волны: фотопическое зрение максимально чувствительно к свету с длиной волны около 550 нм, а скотопическое — к свету с длиной волны около 500 нм.

Кривые спектральной чувствительности. Кривые, отражающие зависимость чувствительности фотопического (колбочкового) и скотопического (палочкового) зрения от длины волны. Скотопическое зрение более чувствительно, чем фотопическое, ко всем длинам волн вплоть до длины волны, равной примерно 650 нм.

Кривые частотной настройки. Кривые, отражающие зависимость пороговой чувствительности отдельных волокон слухового нерва от частоты звука.

Критерий. Величина стимула, при которой и выше которой наблюдатель — в эксперименте по детектированию сигнала — даст положительный ответ относительно его присутствия.

Критическая частота мельканий (КЧМ). Минимальная частота вспышек источника света, при которой свет перестает восприниматься как видимая последовательность отдельных вспышек и начинает восприниматься как непрерывный поток, т. е. КЧМ — это граница между восприятием мельканий и их слияний. Называется также *критической частотой слияния мельканий*

Критический период. Определенный период развития человека или животного, во время которого визуальная депривация оказывает губительное влияние на формирование нормальной нейронной организации.

Круг Бенхема. Устройство, предназначенное для демонстрации субъективных цветовых явлений (субъективных цветов). При вращении круга по часовой стрелке со скоростью 5–10 об./с возникают ощущения ненасыщенных синих, зеленых, желтых и красных тонов (см. рис. 5.14).

Круглое окно. Покрытый мембраной вход в барабанный канал внутреннего уха.

Куриная слепота. Патологическая нечувствительность к сумеречному свету. Иначе называется *никталопией.*

Лабиринт. Полость, в которой расположено внутреннее ухо млекопитающих.

Латеральное коленчатое тело (ЛКТ). Основной сенсорный центр зрения, расположенный в таламусе — участке мозга, играющем по отношению к входящей сенсорной информации роль главного коммутационного устройства. Аксоны, исходящие из ЛКТ, входят в зрительную зону затылочной доли коры.

Латеральное торможение. Феномен, заключающийся в том, что соседние нейроны глаза оказывают друг на друга тормозящее влияние.

Латеральный спиноталамический проводящий путь кожной чувствительности. Один из двух проводящих путей кожной чувствительности. Волокна латераль-

ной спиноталамической системы имеют небольшой диаметр, невысокую скорость нейронной трансмиссии и передают информацию о нелокализованном прикосновении, температуре и боли в оба полушария головного мозга.

Лимбическая система. Отдел переднего мозга, участвующий в обеспечении эмоционально-адаптивных поведенческих реакций и памяти.

Лингвистическая граница. Промежуточная точка в последовательности изменений звуков речи, в которой восприятие звука как одной фонемы сменяется его восприятием как другой фонемы.

Линейная перспектива. Геометрический прием, предполагающий систематическое уменьшение размера более удаленных предметов и промежутков между ними. Линейная перспектива является монокулярным пространственным признаком.

«Ловушки». Эпизоды эксперимента по детектированию сигнала, в котором сигнал отсутствует.

«Ложная тревога». «Обнаружение» наблюдателем стимула при отсутствии последнего (в эксперименте по детектированию сигнала). Называется также *ошибкой включения.*

Локальный стереопсис. Однозначная, не вызывающая сомнений локализация глубины при просмотре простых стереопар. Проекции на левую и правую сетчатки каждой из картин подобных стереопар дают достаточно монокулярно распознаваемых стимулов, которые могут быть детально и последовательно сопоставлены зрительной системой для создания стереоскопического эффекта.

Локомоционная болезнь. Исключительно болезненная реакция организма на аномальную стимуляцию вестибулярного аппарата, обычно проявляющаяся при пассивном движении. Характерными симптомами локомоционной болезни являются головокружение, тошнота, нередко вплоть до рвоты, учащенное дыхание и бледность.

Луминг. Комплексная пространственная информация, сигнализирующая о надвигающемся столкновении с движущимся объектом.

Лучшая (характеристическая) частота. Частота или интервал частот, при которой (при котором) абсолютный порог чувствительности данного слухового нервного волокна минимален.

Лучший стимул. Класс химических стимулов, обладающих одним из четырех первичных вкусовых качеств, наиболее эффективно стимулирующий данное вкусовое нервное волокно.

Магноцеллюлярный слой. Слой латерального коленчатого тела, образованный быстрореагирующими и обладающими большими рецептивными полями клетками. Магноцеллюлярные клетки нечувствительны к цвету, но имеют самое непосредственное отношение к обработке информации о глубине, движении и неконтрастных стимулах.

Макроколонка. Кластер, или модуль, состоящий примерно из 18–20 примыкающих друг к другу и охватывающих весь спектр ориентационных предпочтений колонок ориентации зрительной коры, в состав которого входят колонки глазодоминантности для обоих глаз.

Макулярная дистрофия. Заболевание сетчатки, поражающее преимущественно пожилых людей и приводящее к разрушению макулярного участка сетчатки,

который включает и центральную ямку. Результатом заболевания являются значительное ослабление центрального зрения и, как следствие, почти полная утрата способности заниматься «близкой работой».

Маскировка. Феномен, заключающийся в возрастании порога чувствительности к одному стимулу вследствие присутствия другого.

Медленно адаптирующиеся (МА) волокна. Нервные волокна, иннервируемые кожными рецепторами и связывающие последние с мозгом. МА волокна демонстрируют устойчивый паттерн возбуждения под воздействием продолжительного и стабильного давления на кожу.

Межволоконный паттерн нейронного импульса. Гипотеза, согласно которой каждое нервное вкусовое волокно имеет свой собственный профиль активности, или паттерн потенциалов действия, вследствие чего вкусовое ощущение есть результат *паттерна* нейронной активности нескольких волокон.

Межстимульный интервал (МИ). Промежуток времени между предъявлениями двух стимулов.

Мел. Внесистемная единица высоты звука. Для удобства за 1000 мел принята высота звука с частотой, равной 1000 Гц, и громкостью 40 дБ.

Мембрана Рейсснера. Мембрана, отделяющая улитковый (кохлеарный) канал от вестибулярного канала (внутреннее ухо).

Меридиональная амблиопия. Форма амблиопии, для которой характерно постоянное, не подлежащее оптической коррекции снижение остроты зрения применительно к контурам определенной ориентации.

Метамеры. Цвета, вызывающие одинаковые зрительные ощущения, но имеющие разную физическую природу, т. е. разную длину волны. Например, метамерами являются желтый цвет и аддитивная смесь красного и зеленого цветов.

Метка. Метка вкусового волокна, основанная на том, к какому классу вкусовых стимулов оно наиболее чувствительно.

Метод Бекеши, или метод слежения. Метод изучения слуха, основанный на снятии аудиограмм, выявляющих тональные пробелы — узкие интервалы частот, не воспринимаемых человеком.

Метод зрительных предпочтений. Метод, используемый для оценки характеристик стимулов, привлекающих наибольшее внимание младенцев.

Метод отмены цвета (или метод нуля). Способ определения величины цветоощущения по количеству оппонента (комплементарного цвета), необходимого для его нейтрализации (например, интенсивность ощущения синего цвета можно оценить по количеству желтого цвета, необходимого для его устранения).

Метод селективной адаптации. Метод, селективно адаптирующий или утомляющий детекторы отличительных визуальных или лингвистических признаков с помощью контролируемой избыточной стимуляции.

Метод Тадомы. Метод, пользуясь которым слепоглухие люди могут воспринимать некоторую речевую информацию. Положив свою ладонь так, чтобы она соприкасалась с определенными участками губ, лица и шеи говорящего, слепоглухой человек воспринимает пространственно-временные паттерны кожной стимуляции, отражающие артикуляцию говорящего.

Механорецепторы. Рецепторы механической стимуляции.

Мечехвост. Глаз мечехвоста *Limulus* явился моделью для изучения латерального торможения.

Миелин. Защитная оболочка аксонов, играющая роль изоляции и способствующая передаче нейронных импульсов.

Микродвижения глаз. Регистрируемые специальными приборами, имеющие определенный паттерн исключительно мелкие, непроизвольные, тремороподобные движения, совершаемые глазами человека, сознательно зафиксировавшего свой взгляд на чем-либо.

Миопия. Дефект зрения вследствие аномалии рефракционной способности хрусталика, которая проявляется в его неспособности фокусировать на сетчатке лучи, отражающиеся от удаленных предметов. Хрусталик миопического глаза фокусирует их перед сетчаткой. Второе название миопии — *близорукость.*

Модуль. Стандартный стимул средней интенсивности, используемый в разработанном Стивенсом методе определения величины и предъявляемый наблюдателю для последующего сравнения с серией различных стимулов.

Молоточек. Первая косточка в цепи, состоящей из трех мелких слуховых косточек. Примыкает непосредственно к барабанной перепонке.

Монауральные признаки. Звук, воспринимаемый одним ухом.

Моноглутамат натрия (МГН). Химическое соединение, придающее пище пикантность, а потому используемое в качестве модификатора вкуса. Ощущение, вызываемое им, может также рассматриваться в качестве пятого первичного вкуса, называемого «умами».

Монокулярная депривация. Экспериментальный метод, при котором один глаз полностью выключается из зрения.

Монокулярные признаки. Пространственные признаки, воспринимаемые одним глазом.

Монохроматизм. Чрезвычайно редкий дефект цветового зрения. Проявляется в том, что страдающему монохроматизмом человеку для воспроизведения всех цветовых тонов спектра нужен всего лишь один основной цвет. Такой человек вполне может быть назван «цветослепым».

Моторная теория. Теория, согласно которой восприятие устной речи есть результат знания артикуляции, сопровождающей произнесение звуков. Иными словами, звуки речи воспринимаются на основании сравнения со способами их генерации.

Музыкальная агнозия. См. *амузия.*

Мультистабильные фигуры. Фигуры, альтернативные варианты восприятия которых равновероятны, поскольку доступная наблюдателю информация о глубине дает достаточно оснований для неоднозначного толкования. Также называются *обратимыми фигурами.*

Наковальня. Одна из косточек в цепи, образованной тремя слуховыми косточками среднего уха.

Налоксон. Лиганд опиатного рецептора, часто используемый для изучения обезболивающего эффекта эндорфинов. Торговая марка «Narcan».

Нанометр (нм). Одна миллиардная часть метра.

Наружные волосковые клетки. Специализированные волосковые клетки, лежащие на базилярной мембране внутреннего уха и играющие роль трансдукторов звука. Наружные волосковые клетки участвуют в обнаружении слабых аудиальных стимулов и могут участвовать в распознавании громкости.

Наружный слуховой канал. Цилиндрический канал, по которому звуковые волны подходят к барабанной перепонке.

Насыщенность. Психологический параметр цвета, отражающий кажущуюся концентрацию цветового тона спектра. Насыщенность связана с физическим параметром цвета, называемым спектральной чистотой. Общее правило таково: чем у́же волновой интервал, образующий данный цветовой тон, тем выше его спектральная чистота и насыщенность. В соответствии с этим белый свет, образованный волнами разной длины, лишен оптической чистоты и воспринимается как ненасыщенный.

Нативизм. Подход к трактовке происхождения перцептивных способностей, в соответствии с которой последние по своей сути являются врожденными, т. е. даны биологической структуре от рождения. Следовательно, роль практического опыта и научения в их формировании сравнительна невелика.

«Невозможные» фигуры. Пространственно невозможные фигуры, содержащие «локально интерпретируемые», но несовместимые и противоречащие друг другу признаки глубины. Прекрасные примеры несуществующих в природе трехмерных объектов представлены на гравюрах Мориса Эшера.

Невременной механизм обработки информации. Гипотетический механизм субъективного восприятия времени, в соответствии с которым человек, занятый каким-либо делом, не замечает течения времени.

Нейрон. Базовая клеточная структура нервной системы, играющая роль обработчика и передатчика нервных импульсов.

Нейроны, настроенные на восприятие эха. Специализированные нейроны аудиальной системы летучей мыши, «настроенные» на восприятие временно́го интервала между испусканием мышью звукового импульса и возвращением его эха после отражения от объекта.

Нейротрансмиттеры. Химические вещества, выделяющиеся из синаптических пузырьков концевых синаптических луковичек и обеспечивающие прохождение нервного импульса или ингибирующие трансмиссию.

Нейрофизиологический подход. Подход к объяснению ощущения и восприятия, сторонники которого исходят из того, что сенсорные и перцептивные явления могут быть объяснены преимущественно на основе известных нейронных и физиологических механизмов функционирования сенсорных систем.

Некорреспондирующие точки сетчатки. Несколько отличные друг от друга участки сетчатки левого и правого глаза, стимулируемые одним и тем же стимулом. Результатом подобной стимуляции является двоение изображения.

Необратимый сдвиг слухового порога (НССП). Необратимое понижение чувствительности аудиальной системы вследствие хронического или продолжительного воздействия слишком громкого шума.

Нерв. Пучок аксонов, образующих путь, по которому сигналы нейронов передаются от одного участка нервной системы другому.

Нижняя височная кора. Слой коры головного мозга, расположенный на вентральной части височной доли (слой *IT*). Полагают, что в слое *IT* интегрируются результаты обработки информации о форме и цвете и что он также принимает участие в относительно сложных аспектах пространственного восприятия.

Нисходящие процессы. Подход к трактовке перцептивных процессов, в соответствии с которым эффективная реализация процессов на более низком уровне зависит от сознательно вовлекаемых в них глобальных, абстрактных и более высоких уровней анализа, основанных на предшествующем опыте наблюдателя, осмыслении и интерпретации. Называются также *процессами извлечения смысла.*

Ноцицептор. Рецептор, интенсивная стимуляция которого причиняет организму вред и вызывает неприятные ощущения.

Обладание протяженностью (сжатие/растянутость времени). Субъективное восприятие протяженности времени, отличное от его физической протяженности.

Облегчающая интеракция. Эффект, возникающий вследствие суммации воздействия двух последовательно представляемых идентичных стимула.

Обоняние. Восприятие запахов.

Обонятельные клетки. Рецепторы обонятельных ощущений, расположенные в стенках верхнего отдела носовой полости.

Обонятельные луковицы. Первичные проекционные зоны обонятельных ощущений. Небольшие утолщения, образованные нервной тканью, лежащие по бокам от продольной щели большого мозга под височными долями правого и левого полушарий. В обонятельные луковицы входят нервные волокна обонятельного нерва. Связаны нервными трактами с мозгом.

Обонятельные реснички. Похожие на волоски выступы обонятельных клеток, контактирующие с жидкостью, которая покрывает слизистую оболочку обонятельного эпителия, реагирующие на растворенные одоранты и участвующие в начальной стадии передачи обонятельного ощущения.

Обонятельный эпителий (слизистая оболочка). Чувствительная к воздействию одорантов ткань, располагающаяся в носовой полости по обеим сторонам от носовой перегородки.

Обратная маскировка. Ухудшение восприятия визуального стимула в результате представления маскирующего стимула немедленно после тест-объекта.

Обусловленные вкусовые отвращения. Поведенческие последствия возникновения ассоциации между определенным вкусом и таким отталкивающим стимулом, как токсичное вещество, вызвавшее болезненные симптомы. Результатом условно рефлекторного отвращения к какому-либо вкусу становится отказ от употребления пищи, имеющей подобный вкус.

Обусловленные последействия. Класс последействий, являющихся результатом продолжительной стимуляции определенной комбинацией стимулов и избирательной адаптации к ней или «усталости от нее». Возникающее вследствие этого последействие оказывается связанным с присутствием одного из отличительных признаков стимула, адаптация к которому изучалась, и связанным с этим признаком.

Объем. Одно из субъективных психоакустических свойств чистого тона, характеризующее его кажущийся «размер» и «экспансивность». Различные сочетания частот и интенсивностей соответствуют разным объемам.

Овальное окно. Мембрана, закрывающая вход во внутреннее ухо со стороны среднего уха и связанная с подножной пластинкой (подножкой) стремечка. Движение стремечка вызывает колебание овального окна, что, в свою очередь, инициирует механические преобразования звуковой волны во внутреннем ухе.

Огибающая бегущей волны. Кривая, проведенная через все точки, соответствующие смещению базилярной мембраны при прохождении вдоль нее бегущей волны с определенной частотой. Форма огибающей зависит от частоты бегущей волны, и огибающие высокочастотных бегущих волн отличаются от огибающих низкочастотных волн.

Одновременный (цветовой) контраст. Феномен, заключающийся в том, что цвет одной поверхности влияет на восприятие цвета другой, примыкающей к ней поверхности. После продолжительной фиксации взгляда на окрашенном предмете, расположенном на нейтральном или сером фоне, участки фона, непосредственно примыкающие к нему, начинают казаться слегка окрашенными в цвет, комплементарный тому, в который окрашен предмет. Этому явлению, также называемому *пространственной индукцией комплементарности,* подвержены и яркость, и цветовой тон.

Октава. Интервал между двумя любыми тонами, частота одного из которых ровно в два раза больше частоты другого.

Омматидий. Индивидуальные зрительные элементы сложного глаза.

Оппонентная теория процессов цветовосприятия. Теория цветового зрения, согласно которой существуют три класса рецепторных нейронов и соответственно три независимых механизма, в основе каждого из которых лежит пара оппонентных цветоразличительных процессов: черно-белый, красно-зеленый и сине-желтый.

Определение величины. Психофизический метод установления зависимости сенсорных ощущений от физической интенсивности стимула. Используя подобные методы, Стивенс нашел уравнение, описывающее связь между величиной сигнала и величиной вызываемого им ощущения, названное степенным законом.

Оптико-ретинальные компоненты. Анатомические или физиологические (т. е. структурные) факторы зрительной системы, благоприятствующие возникновению зрительных иллюзий. К ним относятся искажения, которые создаются такими формирующими сетчаточное изображение элементами глаза, как роговица и хрусталик.

Ориентационные колонки. Вертикаль, образованная нейронами зрительной коры, имеющими одинаковые ориентационные предпочтения.

Ориентационный механизм, основанный на восприятии магнитного поля Земли. Ориентационный механизм, используемый пчелами. Сведения о его использовании другими биологическими видами неоднозначны.

Ориентация по отношению к окружающей обстановке. Ориентация формы относительно гравитационной вертикали, окружающей обстановки и визуальной системы координат наблюдателя.

Освещенность. Количество света, падающего на данную поверхность.

Основные цвета. Психологически уникальные цвета специфических тонов окрашенного света, которые нелегко разложить на составляющие их компоненты. За весьма немногими исключениями, смешением трех основных цветов в различных соотношениях могут быть получены все спектральные цвета. Хотя обычно в каче-

стве основных цветов выбираются синий, зеленый и красный, при соблюдении следующих условий возможны и различные другие комбинации основных цветов: при смешении двух из них не должен получаться третий и ни один из этих цветов не должен быть комплементарным другому, т. е. не должен нейтрализовать, или устранять, влияния ни одного из двух других цветов на зрительную систему.

Острота зрения. Способность обнаруживать, распознавать и отличать друг от друга мелкие детали визуального дисплея.

Острота локализации (верньера). Способность определить, являются ли две линии, концы которых соприкасаются, продолжением друг друга или одна из них смещена относительно другой.

Острота обнаружения. Обнаружение объекта (часто — небольшого размера) в поле зрения.

Острота разрешающей способности глаза. Способность воспринимать границу между дискретными элементами паттерна.

Острота распознавания. Одна из форм остроты зрения, при оценке которой используется известная всем проверочная таблица (*буквы Снеллена*).

Осязание (гаптическая система). От греческого слова «хватать» или «держать». Сенсоперцептивная система восприятия и обработки информации, поступающей в результате одновременной стимуляции кожи и суставов.

Относительный размер. Признак глубины или удаленности, применимый в тех случаях, когда одновременно рассматриваются две похожие или идентичные формы разного размера. Как правило, стимул большего размера кажется расположенным ближе, чем стимул меньшего размера.

Отолиты. У позвоночных — подвижные мелкие частички карбоната кальция, лежащие в полости отоциста и реагирующие на приложенную извне силу, т. е. на прямолинейное движение и на гравитацию.

Отоцист. Сенсорный орган позвоночных, играющий роль детектора гравитации.

Ощущение. Начальный процесс обнаружения и кодирования энергии физического мира. Под ощущениями как таковыми понимают непосредственные, фундаментальные и прямые переживания определенного рода, относящиеся к осознанному знанию о качестве или о таких отличительных признаках предмета, как «тяжелый», «теплый», «громкий», «синий» и аналогичных им, причем это знание является результатом соответствующей стимуляции некоего сенсорного органа.

Палочки. Фоторецепторы сетчатки, сконцентрированные преимущественно на ее периферии.

Парадокс удаленности. Феномен, заключающийся в том, что Луна возле горизонта не только кажется больше Луны в зените, но и *ближе,* чем она. Это явление также называется явлением *дальше—больше—ближе*. Оно делает проблематичным возможность объяснения иллюзии Луны на базе гипотезы кажущейся удаленности.

Парадоксальный холод. Ощущение холода, возникающее при стимуляции нагретым стимулом холодного участка кожи.

Параллакс движения. Изменения во взаимном расположении ретинальных изображений объектов, лежащих на разном удалении от наблюдателя, вызванные поворотом его головы. Монокулярный пространственный признак.

Парвоцеллюлярные клетки. Маленькие клетки, образующие один из слоев латерального коленчатого тела, имеющие небольшие рецептивные поля, чувствительные к стимуляции высококонтрастными стимулами, а также к стимуляции цветом и к выполнению тонкого анализа пространственных деталей неизменного стимула.

Паросмия (извращенное обоняние, обонятельные галлюцинации). Аномалия обонятельной системы, проявляющаяся в том, что в присутствии приятного для большинства людей запаха человек ощущает нейтральный или неприятный запах.

Паттерн оптического потока. Паттерн кажущихся изменений оптической проекции поверхности, создаваемый движением наблюдателя, что этой поверхности или по направлению к ней. Пространственная информация, содержащаяся в паттерне оптического потока, называется *естественной перспективой.*

Первичные проекционные зоны коры головного мозга (первичные принимающие зоны). Высокоспецифичные отделы мозга, функционально связанные исключительно с определенными сенсорными модальностями. Основные проекционные зоны лежат внутри долей коры мозга: лобной (вкус), височной (слух), теменной (кожная чувствительность), затылочной (зрение) и в обонятельной луковице, расположенной непосредственно под височной долей (обоняние).

Первоначальный эскиз. Согласно информационному подходу Д. Марра к восприятию, — первая стадия процесса обработки информации о таких базовых отличительных признаках физических структур, как различия в светимости.

Передний спиноталамический проводящий путь кожной чувствительности. Образующие его нервные волокна имеют большой диаметр и характеризуются высокой скоростью проводимости нервного импульса. Они передают точную позиционную информацию о стимуляции прикосновением и движением. Кожная стимуляция, передаваемая передней спиноталамической системой левой половины тела, поступает в соматосенсорную кору правого полушария головного мозга, а кожная стимуляция, передаваемая передней спиноталамической системой правой половины тела, — в соматосенсорную кору левого полушария. Кортикальные нейроны проекционной зоны кожной чувствительности — соматосенсорной коры — располагаются компактно и имеют небольшие рецептивные поля.

Перекрестная адаптация. Феномен, проявляющийся в том, что адаптация к одному какому-либо вкусу (или одоранту) влияет на чувствительность (или порог восприятия) другого вкуса (или одоранта).

Перцептивная установка. Готовность определенным образом — беспристрастно или предвзято — отреагировать на стимуляцию, организованную определенным образом. Подобная готовность может быть результатом предыдущего опыта наблюдателя.

Перцептивно-моторная координация. Точная функциональная интеграция перцептивных сигналов и моторной, или мускульной, активности, т. е. сочетание движений глаз и конечностей.

Перцепция (восприятие). Процесс систематизации, интерпретации и осмысления информации, поступающей от сенсорных систем. Восприятие является результатом психологических процессов, в которых задействованы такие понятия, как смысл, взаимосвязи, контекст, субъективная оценка, предшествующий опыт индивидуума и память.

Пикторальное (картинное) восприятие. Восприятие глубины на основе такого плоского изображения, как фотография или картина, которому способствует использование пикторальных (картинных) признаков глубины.

Пикторальные (картинные) признаки. Монокулярные статичные признаки глубины. Способствуют восприятию трехмерного пространства на основании двухмерного изображения.

Плотность. Субъективный психоакустический параметр. Этим термином описывается кажущаяся «компактность», или «сжатость» («твердость»), звука, причем высокочастотные звуки воспринимаются как более плотные.

Подпороговое (сублиминальное) восприятие. Неоднозначная форма перцепции, характеризующаяся тем, что стимуляция, которая наблюдателем не замечается и о которой он не подозревает, все же оказывает определенное, измеряемое влияние на некоторые параметры его поведения.

Позитронно-эмиссионная томография (ПЭТ). Один из методов визуализации мозга. Используется для получения точной информации об очаге мозговой активности в ходе выполнения когнитивных заданий.

Полосы Маха. Иллюзорное восприятие приграничных участков, которые кажутся светлее или темнее, чем они есть на самом деле, имеющее место на тех участках, на которых происходит резкое изменение светимости.

Полукружные каналы. Заполненные жидкостью дугообразные трубки, лежащие над внутренним ухом в трех практически взаимно перпендикулярных плоскостях и реагирующие на ускоренное вращательное движение. Три полукружных канала вместе со сферическим и эллиптическим мешочками образуют вестибулярные органы, «ответственные» за ориентацию тела в пространстве.

Попадание. Правильное обнаружение сигнала в психофизическом эксперименте по обнаружению сигналов.

Последействия. Перцептивные последствия воздействия стимула определенного цвета, формы, интенсивности или ориентации.

Последействие кривизны. Проявляется в нарушении восприятия очевидной формы или кривизны тест-объекта вследствие предварительного длительного воздействия стимула другой формы или кривизны. Прямолинейный тест-объект воспринимается как изогнутый в направлении, противоположном направлению изгиба стимула.

Последействие наклона. Кратковременное искажение восприятия явной пространственной ориентации тест-объектов вследствие адаптационных эффектов, возникших под влиянием предыдущего стимула, ориентированного по-другому. Вертикальные тест-объекты воспринимаются как наклоненные в направлении, противоположном направлению наклона предыдущего стимула.

Последействие формы. Искажение изображения нового стимула после длительной стимуляции определенным паттерном или формой, имеющее место в тех случаях, когда изображение нового стимула попадает на тот же самый или примыкающий к нему участок сетчатки.

Последовательный цветовой контраст. Явление, заключающееся в том, что если после продолжительной фиксация взгляда на окрашенном предмете перевести взгляд на нейтральную поверхность, исходный раздражитель предстанет окрашенным в свой комплементарный цвет.

Постуральное влияние (неустойчивость позы). Феномен, заключающийся в том, что движение визуальной сцены, воспринимаемое наблюдателем, например движение стен и потолка комнаты-коробки, в которую он помещен экспериментатором, навязывает ему компенсаторное изменение позы, направление которого совпадает с направлением движения комнаты.

Потенциал действия, или пиковый потенциал. Мгновенное (в течение одной миллисекунды) изменение электрического состояния нейрона. Называется также *спайковым потенциалом*, или просто *спайком*.

Потенциал покоя. Потенциал неактивного нейрона. Называется также *мембранным потенциалом*.

Потеря слуха вследствие избыточной аудиальной стимуляции. Потеря слуха, вызванная чрезмерной нагрузкой на аудиальную систему. Может быть как временной, так и необратимой. Также называется *потерей слуха, вызванной шумом*.

Правильное отрицание. Отрицательный ответ, полученный от наблюдателя в эксперименте по детектированию сигнала *при отсутствии* сигнала.

Пресбиакузис. Патология слуха, связанная с физическим старением организма и проявляющаяся в прогрессирующем понижении чувствительности к высокочастотным звукам. Называется также *пресбиакузией*.

Пресбиопия. Патология зрения, являющаяся следствием уменьшения рефракционной способности хрусталика. С возрастом эластичность хрусталика постепенно уменьшается и ресничной мышце становится все труднее изменять его кривизну Одним из последствий пресбиопии является увеличение расстояния, соответствующего ближайшей точке ясного ви́дения. Называется также *старческой дальнозоркостью*.

Принцип «все или ничего». Феномен, заключающийся в том, что нейрон *всегда* генерирует потенциал действия и посылает импульс только при достижении электрическим зарядом нейронного порога. Потенциал действия *никогда* не возникает, если общий заряд не достигает значения, соответствующего нейронному порогу.

Принцип «очередности». Гипотетический механизм нейронной трансмиссии аудиальной стимуляции, суть которого заключается в том, что потенциалы действия возникают в нервных волокнах не одновременно. Общая нейронная активность распределена между группой слуховых нервных волокон таким образом, что потенциалы действия возникают в волокнах, образующих «пучок», в разные моменты времени, и результирующий паттерн нейронной активности зависит от частоты аудиального стимула. Принцип «очередности» выдвинут сторонниками *временно́й*, или *частотной*, теории звуковосприятия в ее поддержку.

Приписываемая боль. Ситуация, при которой боль в каком-либо внутреннем органе приписывается другому источнику, как правило, — тому или иному участку поверхности тела.

Прозопагнозия. Форма агнозии, проявляющаяся в том, что человек не узнает знакомые лица или не может отличить одно лицо от другого. Остальные функции зрения при этом не страдают.

«Промах». Отрицательный ответ наблюдателя в психофизическом эксперименте по обнаружению сигнала, когда сигнал на самом деле присутствует.

Пространственная система. Один из двух нейронных трактов, участвующих в обработке пространственной информации. Участвует в *локализации* объектов

(в отличие от фокусной системы, участвующей в идентификации и распознавании объектов).

Пространственный порог тактильной чувствительности. Минимальное расстояние между двумя одновременно предъявленными стимулами, при котором возникают два раздельных тактильных ощущения.

Простые клетки. Кортикальные клетки, рецептивные поля которых максимально чувствительны к линейным стимулам, определенным образом ориентированным в пространстве.

Протаномалия. Форма проявления аномального трихроматизма. Проявляется в недостаточной чувствительности к красноватым тонам. Чтобы составить смесь красного и зеленого цветов, соответствующую по цвету протаномалу, нужно больше красного, чем человеку с нормальным цветовым зрением.

Протанопия. Одна из форм дихроматизма — аномалии цветового зрения, при которой для воспроизведения всех цветовых тонов нужны всего два цвета, а не три, как нужно людям с нормальным цветовым зрением. У протанопов отмечается недостаток пигмента *L*-колбочек, вследствие чего они нечувствительны к длинноволновому свету.

Прямая маскировка. Ухудшение восприятия тест-объекта вследствие представления маскирующего стимула непосредственно перед ним.

Психофизика. Наука о количественных зависимостях между внешней стимуляцией (физическим параметром) и ощущением (психологическим параметром).

Психофизические методы. Методы, традиционно используемые при определении абсолютных порогов, были разработаны Г. Т. Фехнером, физиком и философом, который считается основоположником психофизики, в 1860 г.

Пупиллометрия. Изучение поведенческих и психологических факторов, влияющих на величину зрачка.

Радужка. Передняя часть сосудистой оболочки глаза, окрашенная дискообразная мембрана, лежащая между роговицей и хрусталиком и состоящая из двух гладких мышц, регулирующих расширение и сужение зрачка.

Разделение аудиального потока. Перцептивный анализ и разделение сложного звукового сигнала на составляющие его звуковые потоки.

Разность импедансов. Разница между сопротивлением звуковым волнам, возникающим при их прохождении через воздушную среду среднего уха и через заполненное жидкостью внутреннее ухо.

Распознавание по компонентам. Теория, согласно которой узнавание объекта начинается с обработки информации о наборе его отличительных признаков. Основное положение этой теории заключается в том, что любой трехмерный объект может быть разложен на ряд примитивных геометрических модулей, называемых *геонами,* из которых в свою очередь можно получить объект практически любой формы.

Резонанс. Резкое возрастание амплитуды вынужденных колебаний объекта при соответствии частоты колебаний воздействующего источника звука его естественной, или резонансной, частоте.

Ресничная мышца. Мышца, изменяющая форму, или кривизну, хрусталика и обеспечивающая *аккомодацию.*

Ретинотопическая карта. Похожая на карту своего рода проекция сетчатки в латеральном коленчатом теле и в других отделах мозга.

Рефлекс Витта. Рефлекс, вызываемый бьющим в глаза ярким светом и проявляющийся в мгновенном сужении зрачка.

Рефлекс выпрямления в воздухе. Тенденция некоторых мелких млекопитающих к выпрямлению во время падения и к приземлению на ноги.

Рефрактерный период. Короткий промежуток неактивности нейрона между двумя потенциалами действия, продолжительность которого равна 1 мс.

Рецептивное поле. Специфический участок сенсорной системы (например, кожи или сетчатки), соответствующая стимуляция которого изменяет скорость возникновения потенциалов действия нейронов, лежащих в коре головного мозга или на пути к ней.

Рецептивное поле, организованное по принципу «центр—периферия». Рецептивные поля ганглиозных клеток, организованные по принципу антагонистических концентрических окружностей. В клетках одного типа стимуляция «центра» вызывает возникновение потенциала действия, а стимуляция «периферии» — торможение. Для клеток другого типа характерна диаметрально противоположная реакция на стимуляцию: потенциалы действия возникают в ответ на раздражение «периферии», а «центр» отвечает на него торможением.

Речевая сенсорная модальность. Гипотетическая уникальная сенсорная модальность, ответственная за восприятие акустической стимуляции как речи.

Решетка Германна. Паттерн, образованный на черном фоне пересекающимися белыми линиями (рис. 6.5). Хотя светимость белых полос абсолютно одинакова по всей их длине, на их пересечениях, в местах схождения четырех черных углов, видны едва различимые «фантомные» серые пятна. Полагают, что эти серые пятна — результат активности ганглиозных клеток сетчатки, имеющих анатагонистические рецептивные поля, организованные по принципу концентрических окружностей.

Роговица. Прозрачная мембрана, являющаяся частью наружной оболочки глаза — склеры — и лежащая на передней поверхности глаза.

Родопсин. Светопоглощающий пигмент палочек (нейронов сетчатки). Родопсин иногда называют *зрительным пурпуром.*

Саккада. Отрывистое, скачкообразное движение глаз наблюдателя, быстро переводящего взгляд с одного объекта на другой.

Саккадический проскок. Маскирующие эффекты, благодаря которым мы не ощущаем никакого затуманивания зрения во время саккадических движений глаз, несмотря на то что во время саккад визуальный образ в буквальном смысле слова проносится по сетчатке и наступает краткий период ретинального затуманивания.

Самодвижение. Иллюзорное ощущение движения, испытываемое неподвижным человеком, который наблюдает за движущимся объектом.

Светимость. Количество света, отражающегося от освещенной поверхности.

Светлотный контраст. Форма пространственного взаимодействия соседних контрастных участков. Проявляется в том, что светлота небольшого замкнутого участка зависит от светлоты обширного участка фона, на котором он находится.

Световая адаптация. Уменьшение чувствительности сетчатки вследствие стимуляции светом.

Свободные нервные окончания. Неспециализированные сенсонейронные рецепторы, широко представленные во всех органах.

Семантическая установка. Экспериментальный прием, часто используемый при изучении сублиминального восприятия и заключающийся в том, что один стимул — как правило, таким стимулом служит какое-то слово — облегчает восприятие другого слова или «подготавливает» испытуемого к его восприятию.

Сенсоневральная потеря слуха. Потеря слуха вследствие нарушения функции или травмы нейронных элементов улитки, включая слуховой нерв и кортиев орган.

Сетчатка. Фоточувствительный слой, расположенный на внутренней поверхности глазного яблока и содержащий взаимосвязанные нейроны и фоторецепторы, чувствительные к воздействию световой энергии.

Сетчаточная экспансия. Источник информации о движении, образующийся в результате того, что при движении к стационарной поверхности ее сетчаточный образ увеличивается.

Синапс. Область контакта между аксоном передающего (пресинаптического) нейрона и дендритом принимающего (постсинаптического) нейрона.

Синестезия. Феномен, заключающийся в том, что стимуляция одной сенсорной модальности приводит к возникновению ощущений, характерных для другой сенсорной модальности. Примером является цветовая сенестезия, или «цветовой» слух.

Синий фотопигмент. Фотопигмент, содержащийся в колбочках, чувствительных к коротким волнам (к так называемому «синему» свету).

Синтез Фурье. Синтез волн, имеющих сложные формы, из простых синусоидальных волн.

Синтетические термические ощущения. Ощущения, вызываемые химически нейтральными соединениями при их непосредственном контакте с кожей. Некоторые из них, например ментол, этиловый спирт, вызывают ощущение холода, некоторые, как например, метилсалицилат — ощущение тепла.

Система Брайля. Рельефно-точечный шрифт, разработанный для слепых и позволяющий им читать и писать. В основе шрифта лежат шесть точек, разные комбинации которых при прикосновении к ним кончиков пальцев вызывают разные ощущения.

Система зрительного восприятия движения «глаз—голова». Система зрительного восприятия движения, основанная на слежении глазами за движущимся объектом.

Система зрительного восприятия движения «изображение—сетчатка». Система зрительного восприятия движения, основанная на последовательной стимуляции соседствующих сетчаточных рецепторов.

Система тактильно-визуального замещения. Способ превращения видеоизображения объекта или дисплея в паттерн тактильной стимуляции.

Склера. Наружная непрозрачная оболочка глаза. Именно склера придает глазу «белизну».

Скотома. Участок поля зрения, к которому человек слеп, никак не связанный со слепым пятном на сетчатке. Скотома может быть следствием травмы проводящего пути зрительной системы или мозга.

Скотопическое зрение. Зрение, основную роль в котором играют палочки.

Следящие движения глаз. Плавные, сравнительно медленные и практически полностью автоматические движения глаз возникающие тогда, когда стимул находится в движении.

Слепое пятно. Участок сетчатки в месте выхода зрительного нерва из глазного яблока. Поскольку на этом участке нет фоторецепторов, при попадании на него света не возникает никакой зрительной реакции, и участок поля зрения, попадающий на него, не воспринимается наблюдателем.

«Слепозрение». Гипотетический альтернативный подкорковый зрительный тракт пространственной системы, позволяющий некоторым слепым людям определять положение в пространстве тех предметов, которых они не видят, или тех, о существовании которых не подозревают.

Сложность. Акустический параметр звука, отражающий тот факт, что большинство звуков, которые мы слышим в реальной жизни, представляют собой сочетание акустических сигналов, описываемых разными синусоидами. Соответствующий сложности психологический параметр звука называется *тембром*.

Сложные клетки. Кортикальные клетки, максимально чувствительные к стимулам, определенным образом ориентированным в пространстве и двигающимся в определенном направлении. Несмотря на эту специфичность, рецептивные поля сложных клеток способны реагировать на определенным образом ориентированные стимулы, находящиеся в любой точке относительно большого участка поля зрения.

Сложный глаз. Формирующий изображение глаз членистоногих, состоящий из пучка (сотен или тысяч) узких трубок, называемых *омматидиями* и имеющими на наружной поверхности хрусталик, а в центре — нервное волокно, которое передает раздражение. Наружная поверхность пучка образует полусферу.

Слуховая кора головного мозга. Височная доля — первичная проекционная, или принимающая, зона для слуха, расположенная в боковой части коры.

Слуховые косточки. Три миниатюрные косточки среднего уха — молоточек, наковальня и стремя, участвующие в передаче звукового давления во внутреннее ухо.

Случайно-точечные стереограммы. Созданные Белой Джулезом с помощью компьютера стереопары, образованные двумя практически идентичными рисунками, каждый из которых представляет собой случайную конфигурацию точек. Оба рисунка имеют идентичную случайно-точечную текстуру, исключение составляют лишь небольшие центральные участки, которые тоже идентичны, но смещены латерально в противоположных направлениях, что создает диспарантность. При стереоскопическом слиянии слегка диспарантных паттернов возникает объемное изображение.

Соматосенсорная кора головного мозга. Первичная проекционная, или принимающая, зона кожных ощущений, лежащая в теменной доле.

Сон. Внесистемная единица громкости. Один сон эквивалентен громкости чистого тона с частотой 1000 Гц при громкости, равной 40 дБ.

СОНАР. Прибор, предназначенный для звуковой навигации в воде (название образовано из первых слогов английских слов «звук» и «навигация» и из первой буквы английского слова «ранжирование»).

Сосочки. Кластеры вкусовых почек, лежащие внутри небольших, но видимых возвышений на поверхности языка. Известны сосочки четырех типов, отличающиеся друг от друга формой и местоположением: грибовидные, нитевидные, листовидные и желобоватые.

Сосудистая оболочка. Связанная со склерой глазная оболочка, состоящая преимущественно из кровеносных сосудов и являющаяся основным источником питания глаза. Сильно пигментированная и темная сосудистая оболочка абсорбирует попадающий в глаз избыточный свет, уменьшая отражение световых лучей внутри глазного яблока и предотвращая тем самым получение нечеткого изображения. См. *Тапетум.*

Спектограмма. Графическое представление частотного спектра, интенсивности и продолжительности паттерна акустических сигналов.

Спектральная чистота. Физический параметр света, соответствующий его психологическому параметру — *насыщенности.* Чем шире волновой спектр света, тем ниже его оптическая чистота и насыщенность.

Способ повышения чувствительности пальцев к шероховатости поверхности. Лист тонкой бумаги, проложенный между поверхностью и пальцами, улучшает условия восприятия тактильной информации.

Средовáя хирургия. Ограничение визуального опыта (визуальная депривация), совпавшая по времени с критическим периодом и повлиявшая на развитие кортикальных структур.

«Срезание частот». Один из методов изучения восприятия устной речи, основанный на том, что при записи на пленку из нее селективно удаляются группы частот.

Стабилизированный образ. Образ, не перемещающийся по центральной ямке при движении глазного яблока. Стабилизация образа в определенной точке центральной ямки достигается в лабораторных условиях с помощью специального приспособления, устраняющего микродвижения глаз.

Стадия предвнимания. Первая стадия двухстадийного процесса восприятия отличительных признаков объекта, на которой происходит быстрое извлечение и обработка информации, полученной рецепторами и позволяющей воспринимать базовые, очень простые и заметные черты — так называемые перцептивные примитивы, играющие роль фундаментальных единиц, или элементов, восприятия.

Стадия сфокусированного внимания. Вторая стадия двухстадийного процесса восприятия отличительных признаков объекта, требующая от наблюдателя тщательного осмотра стимулов и сознательно направленного внимания. На этой стадии происходит комбинация и группирование в сложные целостные объекты перцептивных примитивов, выявленных на *стадии предвнимания.*

Старческий миоз. Уменьшение величины зрачка в пожилом возрасте.

Статолиты. Анатомические структуры, лежащие в полости статоциста. Мельчайшие, свободно перемещающиеся частички, реагирующие на приложение силы извне — на гравитацию и прямолинейное движение. Статолиты позвоночных называются *отолитами.*

Статоцисты. Статоцист представляет собой заполненную жидкостью полость, связанную с внутренней мембраной рецепторной ткани, содержащей волосковые

клетки. Статоцисты — простейшие механорецепторы, являющиеся органами равновесия беспозвоночных животных. Статоцисты позвоночных называются *отоцистами.*

Степенной закон. Психофизический закон, согласно которому величина сенсорного впечатления (ощущения) прямо пропорциональна интенсивности стимула, возведенной в степень.

Стереограмма. Парные картины, на одной из которых изображено то, что видит правый глаз, а на другой — то, что видит левый. Когда такие, слегка диспарантные, изображения рассматриваются через стереоскоп, сцена приобретает стереоскопическую глубину, т. е. создается полное впечатление сингулярного объемного изображения. Также называются *стереопарами,* или *стереополуполями.*

Стереопсис. Уникальное явление, основанное на диспарантности ретинальных образов левого и правого глаз и связанное с особым восприятием глубины и объема. Называется также *стереоскопическим зрением.*

Стереоскоп. Оптический прибор, предназначенный для просмотра стереограмм. Принцип работы стереоскопа основан на слиянии изображений, представленных на двух картинах стереопары, в результате чего создается впечатление объемной сцены.

Стереослепота. Отсутствие способности воспринимать глубину объекта только на основании стереоскопического признака или бинокулярной диспарантности. Стереослепота (полная или частичная) является следствием нарушения нормального соотношения между детекторами диспарантности разных классов.

Стереофоническое звуковосприятие. Мягкая форма дихотической стимуляции, основанная на интерауральной разнице во времени и/или интенсивности и создающая впечатление объемности звука.

Стереохимическая теория. Теория обоняния, представляющая собой попытку установить прямую связь между химической природой вещества и характером вызываемого им обонятельного ощущения. Согласно этой теории что геометрические свойства молекул одорантов (их величина и форма) «соответствуют» величине и форме обонятельных рецепторов. Называется также *стерической* теорией, или *теорией «замка и ключа».*

Стереоэффект Пульфриха. Перцептивное искажение физического движения, возникающее при стимуляции левого и правого глаза светом разной интенсивности.

Страбизм. Неспособность координировать движения обоих глаз, обычно приводящая к двоению изображения. Также называется *косоглазием.*

Стремя. Последняя косточка в цепи из трех мелких слуховых косточек, связывающих среднее ухо с внутренним. Подножная пластинка стремени связана с овальным окном внутреннего уха. Называется также *стремечко.*

Стриарная кора. Первичная проекционная зона для зрения (зрительная кора), называемая также полем Бродмана 17, или полем VI.

Стробоскопическое движение. Кажущееся движение, возникающее в результате изменения временнóго промежутка между включениями двух независимых стационарных источников света (межстимульного интервала). Называется также бета-движением, или фи-движением.

Структурализм. Одно из ранних научных направлений психологии, основоположником которого считается Э. Б. Титченер. Основной задачей психологической науки структуралисты считали изучение базовых элементов и структуры восприятия.

Субтрактивное смешение цветов. Смешение таких хроматических веществ, как пигменты, краски или красители, для которых характерны процессы совместного поглощения, или «изъятия», всех спектральных лучей, кроме тех, которые способны отражать все смешанные компоненты.

Субъективные цвета. Иллюзорное ощущение различных цветов, вызванное стимуляцией белым и черным цветами.

Субъективный контур. Иллюзорное восприятие контура на свободном участке поля зрения.

Суточные ритмы. Паттерны активности и биологические ритмы, регулярно проявляющиеся с периодичностью, равной суткам, т. е. 24 часам.

Сферическая аберрация. Аномалия рефракции световых лучей на хрусталике, проявляющаяся в том, что световые лучи, проходящие через периферические участки сферического хрусталика, преломляются сильнее и фокусируются ближе к нему, чем лучи, проходящие через его центр. Следствием сферической аберрации является искажение сетчаточного изображения.

Сферический мешочек. Заполненный жидкостью мешочек, который наряду с эллиптическим мешочком играет роль отоциста, реагирующего на величину и направление смещения тела по прямой и на его положение под влиянием гравитации.

Тактильная стереогнозия. Восприятия трехмерности объектов с помощью пальпации и выполнения с ними различных действий. Также называется *пространственной чувствительностью.*

Таламус. Большая группа, или ядро, нейронов переднего мозга, обрабатывающих входящие сигналы от большинства сенсорных модальностей и направляющих импульсы в «специализированные» проекционные зоны мозга.

Тапетум. Слой сосудистой оболочки глазного яблока некоторых ночных животных, отражающий часть света, попадающего в глаза. Именно отражение света от тапетума приводит к тому «свечению», которое исходит иногда из глаз некоторых животных по ночам.

Тау-эффект. Связь между воспринимаемым расстоянием и физической продолжительностью отрезка времени. Чем больше времени проходит между предъявлениями физически не связанных друг с другом стимулов, тем более удаленными друг от друга они кажутся.

Текстоны. Такие различимые отличительные признаки элементов, образующих текстуру, как форма, длина и взаимное расположение. Выявление текстонов облегчает протекание стадии предвнимания — первой стадии перцептивной обработки информации.

Текториальная мембрана. Мембрана, располагающаяся непосредственно над кортиевым органом (внутреннее ухо).

Тельца Мейсснера. Рецепторы кожной чувствительности, преимущественно чувствительности к давлению, располагающиеся на свободных от волос участках кожи.

Тельца Пачини. Механорецепторы, имеющие форму луковки. Они связаны с нервными окончаниями и лежат в различных частях тела, прежде всего — в подвижных участках, примыкающих к суставам, и глубоко под кожей. Иннервируются «быстродействующими» нервными волокнами.

Тембр. Психологическое свойство аудиального стимула, соответствующее его физическому параметру *сложность.*

Теменная доля. Доля коры головного мозга, в которую входит первичная проекционная зона для кожной чувствительности (соматосенсорная кора).

Темновая адаптация. Возрастание чувствительности глаза при переходе от света к низким уровням освещенности.

Теория близкой работы, или чрезмерных нагрузок на «близкое зрение». Теория, в соответствии с которой причиной миопии является чрезмерная нагрузка на «близкое зрение».

Теория константности восприятия перспективы. Согласно этой теории, некоторые отличительные признаки стимула являются индикаторами кажущейся удаленности и поэтому «запускают» механизм константности восприятия размера и провоцируют наблюдателя на компенсаторную коррекцию размера. Это перцептивно увеличивает удаленные стимулы и благоприятствует коррекции, обычно имеющей место в случае уменьшающихся ретинальных образов при увеличении их удаленности от наблюдателя.

Теория места. Теория звуковосприятия, согласно которой различные слуховые нервные волокна, связанные с определенными участками базилярной мембраны, активируются разными частотами.

Теория Орнштейна (восприятие времени: объем информации, сохраненной в памяти). Теория Роберта Орнштейна, полагающего, что восприятие продолжительности временно́го отрезка формируется на основе объема сохранившейся в памяти информации. Иными словами, восприятие человеком продолжительности определенного промежутка времени определяется объемом сознательно усвоенной им и сохраненной в памяти информации.

Теория сенсорного конфликта. Теория, предложенная для объяснения локомоционной болезни. Согласно этой теории, некоторые формы пассивного движения вызывают разрыв обычно тесных связей между визуальной и вестибулярной системами в том, что касается ориентации в пространстве. Результатом несовпадения сенсорных сигналов, получаемых обеими системами, и является локомоционная болезнь.

Теория спинальных блокаторов боли. Теория восприятия боли, обращающая основное внимание на передачу афферентных нервных импульсов от кожи спинному мозгу и основанная на существовании в спинном мозге некоего гипотетического «контрольного клапана» боли, функционирование которого зависит от соотношения участвующих в процессе передачи болевых ощущений нервных волокон малого диаметра (латеральный спиноталамический путь) и нервных волокон большого диаметра (передний спиноталамический путь).

Теория упреждения сигнала. Теория, предполагающая существование некоего гипотетического нейронного механизма, который учитывает командные сигналы, автоматически приводящие глаза в движение, и сравнивает их с результиру-

ющими изменениями изображения на сетчатке, вызванными движениями глаз. Так, когда глаза совершают активные движения, эфферентные двигательные сигналы, посылаемые мозгом глазным мышцам и приводящие глаза в движение, нейтрализуются, отменяются или подавляются (компенсируются) результирующим потоком образов, вызываемых этими активными движениями глаз. Именно поэтому мы и не воспринимаем движения, хотя в это время по сетчатке проносится поток изображений окружающих нас предметов.

Теплопроводность. Скорость, с которой объект или поверхность передают тепло участку кожи при контактах с ним или поглощают тепло, исходящее от этого участка.

Тональный пробел. Не воспринимаемый индивидуумом узкий интервал звуковых частот. Обнаруживается с помощью аудиометрических методов. См. *Метод Бекеши*, или *метод слежения*.

Тональный хроматизм. Положение данной ноты в данной октаве (при двухмерном представлении абсолютной высоты тона; см. рис. 14.6).

Тонотопическая организация. Пространственная организация нейронных структур аудиального проводящего пути, при которой идентичные частоты оказываются представленными в структурах, прилегающих друг к другу.

Точечная локализация. Способность на основании характера ощущения определить стимулируемый давлением участок кожи.

Траектория движения. Предсказуемый путь движения объекта, испытывающего действие приложенной к нему силы, после того как это действие прекратится.

Трансакционизм. Эмпирическая теория, согласно которой основой зрительного восприятия является опыт общения индивидуума с окружающим миром. То, что научение и опыт играют важную роль в нормальном восприятии пространства, подтверждается, в частности, иллюзиями Адельберта Эймса-младшего — одного из создателей трансакционизма.

Трансдукция. Превращение физической энергии в нейронную активность.

Трапециевидное окно. Одна из *иллюзий Эймса*, созданная для доказательства важной роли опыта в зрительном восприятии. Сетчаточное изображение надетого на стержень окна, имеющего форму трапеции и приводимого во вращение небольшим мотором, имеет прямоугольную форму, вследствие чего воспринимается наблюдателем как раскачивающееся взад-вперед прямоугольное окно.

Трехкомпонентная теория цветового зрения (теория Юнга—Гельмгольца). Теория цветовосприятия, согласно которой существуют три типа фоторецепторов (колбочек), по-разному реагирующих на стимуляцию светом с разной длиной волны. Теория основана на том факте, что при правильном смешении для получения практически всех воспринимаемых человеческим глазом цветов достаточно света с тремя разными длинами волн.

3-мерная модель. Идентифицированный наблюдателем объект. Стадия представления 3-мерной модели является в соответствии с информационным подходом Д. Марра завершающей стадией трехстадийного процесса восприятия. См. *Первоначальный эскиз* и *2,5-мерный эскиз.*

Трехмерное цветовое веретено. Объемное приспособление, используемое для демонстрации связи между цветовым тоном, насыщенностью и яркостью. Цвето-

вой тон представлен по внешней границе окружности, насыщенность — вдоль радиуса, по направлению от центра к периметру, а яркость — вдоль вертикальной оси. Также называется *цветовым волчком*.

Тригеминальная хеморецепция. Сенсорная модальность, эффективными стимулами которой являются типичные химические раздражители. К их воздействию чувствительны слизистые оболочки носа, рта, глаз, дыхательных путей, ануса и гениталий. Иннервация слизистых оболочек органов, расположенных на голове, осуществляется тройничным нервом.

Тританопия. Редкая форма дихроматизма, проявляющаяся в нечувствительности к синему и желтому цветам.

Тройничный нерв. Пятый черепной (краниальный) нерв, иннервирующий бóльшую часть слизистой оболочки органов, расположенных на голове, включая слизистые оболочки носа, горла и глаз. Тройничный нерв является основным проводящим путем тригеминальной хеморецепции.

Угол зрения. Величина проекции стимула на сетчатке Параметр, учитывающий величину стимула и его удаленность от наблюдателя. Измеряется в градусах, минутах и секундах дуги.

Улитка (*Cohlea*). Трубчатая структура внутреннего уха, представляющая собой спираль, образованную тремя примыкающими друг к другу витками, и содержащая рецептивные элементы (трансдукторы), превращающие энергию звукового давления в нейронную активность.

Улитковый (кохлеарный) канал. Средний канал улитки внутреннего уха. В нем лежат волосковые клетки кортиева органа. Также называется *scala media*.

Умами. Согласно представлениям японских психофизиков — возможный пятый первичный вкус. В вольном переводе с японского означает «пикантный» или «восхитительный» вкус и ассоциируется со вкусом моноглутамата натрия

Упреждающие сигналы. Гипотетические сигналы, посылаемые мозгом в гипотетический центральный блок сравнения (отдел центральной нервной системы) одновременно с моторной командой глазным мышцам и сравниваемые с ней. Также называются «утечкой сигнала» (*outflow signals*).

Усталость слуха. Возрастание слухового порога после окончания звучания маскирующего тона. Называется также *понижением слуха вследствие аудиальной стимуляции*, или *аудиальной адаптацией*.

Учение о специфических нервных энергиях. Направление в психологической науке, преимущественно связанное с именем Иоганнеса Мюллера (1826). Согласно представлениям Мюллера, стимуляция одного какого-либо рецептора может вызвать только одно определенное ощущение. Сенсорное впечатление зависит от невральной связи рецептора с мозгом, а не от формы физической энергии, стимулирующей рецептор. Следовательно, характер ощущения определяется не столько стимулом, сколько стимулируемым нервом.

Ушная раковина. Исполняет несколько функций: защищает от механических повреждений чувствительные, легко травмируемые внутренние структуры органа слуха, предотвращая попадание инородных тел, и направляет улавливаемые ею колебания воздуха в наружный слуховой проход, участвуя тем самым в локализации источника звука. Также называется *auricula*.

Фаза. Часть полного цикла, пройденная звуковой волной к данному моменту времени. Если в левое и в правое ухо приходят звуковые волны, не совпадающие по фазе — например, достигающие сжатия в разные моменты времени, — возникающее аудиальное ощущение будет отличаться от аудиального ощущения, возникающего при стимуляции обоих ушей синфазными звуковыми волнами, и это отличие может быть использовано в качестве пространственного признака при локализации источника звука.

Фазовое, или временно́е, запирание. Феномен неврального характера, проявляющийся в том, что паттерн возникновения потенциалов действия в слуховых нервных волокнах синхронизируется с частотой волны аудиального стимула. Иными словами, нейронная активность, вызванная звуковой волной, оказывается «привязанной» по времени к ее, волны, частоте.

Фактор близости. Один из гештальтистских факторов, определяющих тенденцию к группированию, согласно которому предметы могут перцептивно восприниматься как единое целое на основании близкого расположения друг к другу.

Фактор замкнутости. Один из гештальтистских факторов, определяющих тенденцию к группированию, согласно которому при группировании элементов предпочтение отдается тому варианту, который благоприятствует восприятию более завершенной или отграниченной фигуры.

Фактор «общей судьбы». Один из гештальтистских факторов, определяющих тенденцию к группированию, согласно которому двигающиеся в одном направлении элементы перцептивно объединяются в одну группу.

Фактор симметрии. Один из гештальтистских факторов, определяющих тенденцию к группированию, согласно которому приоритет в перцептивном группировании отдается более естественным, уравновешенным и симметричным паттернам.

Фактор сходства. Один из гештальтистских факторов, определяющих тенденцию к группированию. Тенденция группировать элементы, обладающие идентичными физическими свойствами и кажущиеся похожими, аналогична тенденции группировать элементы, расположенные на небольшом расстоянии друг от друга. См. *Фактор близости.*

Фактор униформной связанности. Недавно сформулированный гештальтистский фактор группирования, согласующийся с основными идеями гештальт-психологии. В соответствии с этим фактором приоритет в перцептивном группировании принадлежит элементам, воспринимаемым как физически связанные друг с другом. Следовательно, влияние фактора униформной связанности на восприятие может оказаться более сильным, нежели влияние факторов сходства или близости.

Фактор хорошего продолжения. Один из гештальтистских факторов, определяющих тенденцию к группированию, согласно которому элементы, лежащие на одной прямой линии или на одной кривой линии, легко воспринимаются как единое целое.

Фантогевзия. Аномалия системы восприятия вкусовых ощущений, проявляющаяся в том, что индивидуум ощущает определенный вкус — приятный, неприятный или нейтральный — в отсутствие какой бы то ни было стимуляции рецепторов вкуса.

Фантосмия. Аномалия обонятельной системы, проявляющаяся в том, что индивидуум ощущает определенный запах — приятный, неприятный или нейтральный — в отсутствие какого бы то ни было одоранта.

Фантомные боли. Боли в ампутированной конечности. Полагают, что боль возникает в культе, содержащей аномальное — сравнительно с количеством волокон большого диаметра — количество медленно проводящих нервных волокон с маленьким диаметром.

Фенилтиокарбамид (ФТК). Химическое соединение (его синтетический аналог известен под названием *PROP*), воспринимаемое одними людьми как очень горькое, а другими — как безвкусное вещество или вещество с едва различимым вкусом. Не исключено, что способность к восприятию вкуса ФТК имеет генетическую природу.

Феромоны. Химические соединения, вырабатываемые железами некоторых биологических видов и выделяемые во внешнюю среду. Средства химической коммуникации между представителями одного и того же биологического вида.

Феромоны-праймеры. Феромоны, вызывающие долговременный физиологический эффект или физиологические изменения преимущественно гормонального характера в организме реципиента, например, влияющие на эстральный цикл особей женского пола. Также называются *прайминг-феромонами, феромонами-затравками*, или *мотивирующими феромонами.*

Феромоны-релизеры. Феромоны, оказывающие немедленное и прямое воздействие на животных-реципиентов. Примером поведения, вызываемого действием феромонов-стимулов, является активность кобеля по отношению к суке в период «течки». Также называются *сигнальными феромонами.*

Феромоны тревоги. Химические сигналы, которыми обмениваются представители одного вида при приближении опасности.

«Фигура—фон». Тенденция к восприятию одной части стимульной конфигурации в качестве фигуры, а другой части — как ее фона.

Физиологический нуль. Температура (или температурный интервал) адаптации, при которой (котором) не ощущаются ни холод, ни тепло.

Фокусная система. Первичная нейронная система, обрабатывающая пространственную информацию, связанную с идентификацией и распознаванием объекта (в отличие от вторичной, пространственной, системы, которая участвует в локализации объектов).

Фон. Единица уровня громкости звука. Громкость данного звука в фонах (независимо от его частоты) численно равна громкости в децибелах равного ему по громкости тона с частотой 1000 Гц.

Фонема. Единица языка, отличающая одну минимальную значимую часть слова (морфему) от другой.

Фонетическая граница. Точка, при которой наступает изменение восприятия фонемы вследствие систематичного и инкрементального изменения некоторых акустических параметров (например, времени, необходимого для возникновения звукового сигнала).

Форманта. Акустическая характеристика звука речи, отражением которой являются темные пятна на спектограмме, характеризующие изменение интенсивности различных частот во времени.

Фотон. Квант световой (электромагнитной) энергии.

Фотопическое зрение. Колбочковое зрение.

Фотохроматический интервал. Вертикальное расстояние между пороговыми кривыми для скотопического и фотопического зрения, обозначающее бесцветный интервал лучистой энергии, характеризующийся определенной длиной волны, — интервал между восприятием одного только света и различением цветов.

Фузионная зона Панума. Узкий горизонтальный участок окружающего гороптер пространства. Все точки этого пространства дают сингулярное изображение.

Фундаментальная частота. Самый низкий тон из серии тонов, извлекаемых из музыкального инструмента. Называется также *первой гармоникой.*

Функциональная магнито-резонансная томография (ФМРТ). Метод визуализации мозга, используемый для изучения механизма нейронных процессов, лежащих в основе различных форм когнитивной активности.

Функция контрастной чувствительности. Кривая, отражающая чувствительность визуальной системы к интервалу воспринимаемых ею пространственных частот, а именно зависимость между пороговыми уровнями контраста и пространственной частотой.

Хемоноцицептор. Гипотетический связанный с тройничным нервом рецептор тригеминальной сенсорной модальности, эффективными стимулами которой являются типичные химические раздражители.

Хеморецепторы. Специализированные сенсорные рецепторы, воспринимающие стимуляцию химическими соединениями. Хеморецепторы участвуют в восприятии вкуса и запаха, а также в тригеминальной рецепции.

«Хорошая» конфигурация. «Хорошей» в гештальтистском смысле этого слова является простая и стабильная конфигурация (определенный паттерн или набор стимулов), для распознавания которой нужно мало информации. Чем меньше информации нужно для распознавания конфигурации, тем она «лучше».

Хроматическая аберрация. Искажение сетчаточного изображения вследствие неодинаковой рефракции на хрусталике длинно- и коротковолновых лучей. Коротковолновой свет преломляется сильнее длинноволнового.

Хрусталик. Прозрачное двояковыпуклое тело (линза), расположенное позади зрачка глаза. Преломляет входящие в него лучи, фокусируя их на сетчатке.

Цветовая адаптация. Уменьшение чувствительности зрительной системы к какому-либо цветовому стимулу вследствие его продолжительного воздействия. Цветовая адаптация играет определенную роль в таком феномене, как константность цветовосприятия.

Цветовая синестезия. Форма *синестезии*, проявляющаяся в том, что аудиальные стимулы наряду с аудиальными ощущениями вызывают и вполне отчетливое, яркое цветовосприятие.

Цветовой круг. Графическое представление связи между цветовым тоном (цветоощущением) и насыщенностью. Спектральные лучи с разной длиной волны и соответствующие им цветоощущения располагаются по окружности, а степени на-

сыщенности представлены вдоль их радиусов. По мере увеличения расстояния от окружности до центра насыщенность цвета уменьшается.

Цветовой тон. Психологический параметр цвета, зависящий преимущественно от длины волны светового луча.

Центр Брока. Небольшой участок нижней части лобной доли левого полушария, контролирующий процессы восприятия или воспроизведения устной речи.

Центр Вернике. Участок левой височной доли коры головного мозга, участвующий в понимании устной речи.

Центральная нервная система. Отдел нервной системы, образованный головным мозгом и спинным мозгом.

Центральная ямка (*Fovea*). Центральный участок сетчатки, диаметр которого равен примерно 0,3 мм. В ней содержится основное количество колбочек. Величина проекции стимула на центральной ямке (угол зрения) составляет от 1 до 2°.

Центральный блок сравнения сигналов. Гипотетический центр нервной системы, в котором эфферентные сигналы, поступающие из мозга к глазным мышцам, сравниваются с потоком сетчаточных изображений, благодаря чему стимуляция системы восприятия движения «изображение—сетчатка» не приводит к возникновению впечатления кажущегося движения.

Циклопическое восприятие. Термин, предложенный Белой Джулезом для обозначения стереоэффекта, который возникает при просмотре созданных им случайно-точечных стереограмм. Происхождение названия связано с тем, что восприятие глубины на основании этих стереограмм возможно только *после* того, как два изображения совместятся в некой центральной зрительной зоне мозга.

Частота. Число полных циклов изменения звукового давления, совершаемых в течение 1 с. Изменяется в герцах (Гц). Является одной из физических характеристик звука.

Чувствительность наблюдателя (*D'*). Количественный показатель, используемый в экспериментах по детектированию сигнала и являющийся мерой чувствительности наблюдателя к интенсивности сигнала, не зависящей от факторов несенсорного характера.

Чувствительность. Способность к восприятию стимуляции. Применительно к визуальной системе этим термином обозначают способность видеть при недостаточной освещенности.

Шум. В экспериментах по обнаружению сигнала — посторонний, фоновый стимул.

Шум в ушах. Патология слуха, проявляющаяся в том, что человек постоянно слышит высокий звук (звон). Шум в ушах — характерный симптом многих ушных болезней.

Шумоподавление. Технический прием подавления постоянно повторяющегося шума, создаваемого сложной звуковой волной, основанный на генерировании звуковой волны, расходящейся с ней на 180°.

Эквивалентность октав. Перцептивная идентичность тонов, отстоящих друг от друга на расстоянии одной октавы.

Экзалтолид. Синтетический одорант с запахом мускуса. Чувствительность женщин к этому запаху значительно превышает чувствительность к нему мужчин.

Экологический подход. Направление в психологической науке, основателем которого является Дж. Дж. Гибсон. Согласно представлениям Гиббсона, внешние раздражители (стимулы) несут в себе достаточно информации и для их восприятия не требуется ни научения, ни когнитивных процессов.

Экологическое восприятие. Согласно Дж. Дж. Гибсону, вся необходимая для восприятия информация содержится в паттернах внешней стимуляции. Восприятие *экологическое* в том смысле, что пространственная информация о внешней среде воспринимается непосредственно, без какой-либо дополнительной обработки с участием когнитивных процессов.

Эксперимент Кёлера (1962, 1964). Изучение адаптации человека к различным формам оптических искажений — продолжение классических исследований Стреттона (1896). Участники эксперимента Кёлера постоянно носили очки, через которые мир воспринимался зеркально перевернутым.

Эксперимент Стреттона (1896). Классический эксперимент, заключавшийся в том, что сам исследователь, Джордж Стреттон, носил оптическое приспособление, через которое все объекты воспринимались им как смещенные по горизонтали и перевернутые.

Эксперимент Холуэя—Боринга (1941). Классический эксперимент, доказавший, что в восприятии признаков расстояния решающая роль принадлежит константности восприятия размера.

Экстрастриарная кора. Совокупность кортикальных зон (слоев), принимающих нейронный сигнал от первичной зрительной коры (называется также зоной VI, стриарной корой, или первичной кортикальной проекционной зоной). Экстрастриарную кору иногда называют вторичной корой, полем Бродмана 18, или зрительной ассоциативной корой. Роль различных кортикальных зон (слоев), образующих экстрастриарную кору, заключается в обработке такой специфической информации об особенностях нейронных сигналов, посылаемых слоем VI, как информация о форме, цвете и движении визуального стимула.

Элевация (высота расположения в поле зрения). Признак глубины или удаленности, основанный на том, что, как правило, линия горизонта располагается в поле зрения выше (по вертикали), чем передний план. Соответственно если в поле зрения наблюдателя на разной высоте находятся два объекта и ему кажется, что они оба лежат *ниже* линии горизонта, то более удаленным ему будет казаться тот объект, который располагается выше.

Эллиптический мешочек. Заполненный жидкостью мешочек, который наряду со сферическим мешочком воспринимает прямолинейное ускорение и гравитацию.

Эмпиризм. Трактовка восприятия, в соответствии с которой его организация базируется на предшествующем опыте индивидуума.

Эмпирическая относительность пространства и времени. Точка зрения, согласно которой на восприятие индивидуумом протяженности событий во времени влияет кажущийся размер пространства, в котором эти события происходят.

Эндорфин. Эндогенный нейротрасмиттер, похожий по своему действию на препараты опия и селективно блокирующий нервные импульсы в проводящих

путях болевых ощущений. (Название *эндорфин* — сокращенное название *эндогенный морфин.*)

Энкефалин. Эндогенный анальгетик. Вещество, вырабатываемое организмом (в первую очередь мозгом и кишечником) и похожее по своему действию на препараты опия, т. е. подавляющее боль.

Эффект адаптационного последействия. Влияние адаптации к некоторым вкусовым ощущениям на восприятие вкуса чистой воды

Эффект Бецольда—Брюкке. Сенсорный эффект, проявляющийся в том, что при увеличении интенсивности восприятие длинноволнового света смещается в сторону желтого цветового тона, а восприятие коротковолнового света — в сторону синего.

Эффект восстановления фонемы. Перцептивное восстановление и заполнение вытекающими из контекста звуками (фонемами) пробелов или пропусков в устной речи.

Эффект Доплера. Изменение частоты и высоты звука вследствие перемещения его источника относительно стационарного наблюдателя.

Эффект Зейгарник. Феномен, заключающийся в том, что завершенная работа запоминается хуже, чем незавершенная.

«Эффект красных глаз» Красный цвет глаз на фотографиях, сделанных со вспышкой, являющийся результатом отражения света вспышки от сосудистой оболочки глаза. Этот эффект проявляется при плохом освещении, когда зрачок максимально расширен.

Эффект Мак-Гурка. Феномен, заключающийся в том, что аудиальная и визуальная информация, получаемая индивидуумом, слушающим оратора и смотрящим на него, взаимодействуют между собой и влияют на восприятие того, что он слышит. Возможность видеть оратора влияет на то, что именно слушатель слышит.

Эффект Мак-Клинтока. Феномен, заключающийся во временно́й синхронизации менструальных циклов женщин, тесно общающихся между собой

Эффект наклона. Уменьшения остроты зрения при восприятии наклонных, или диагональных, решетчатых паттернов сравнительно с остротой зрения при восприятии горизонтальных или вертикальных паттернов.

Эффект последействия движения. Перцептивный эффект, возникающий сразу же после наблюдения за дисплеем, перемещающимся с постоянной скоростью.

Эффект предшествования. Тенденция слышать только сингулярный (единичный) звук, источник которого был локализован первым на основании прихода первой звуковой волны, несмотря на ее многочисленные отражения от разных поверхностей.

Эффект принадлежности цвета. Точка зрения, в соответствии с которой знакомство с окрашенным стимулом влияет на восприятие его цвета.

Эффект Пуркинье. Изменение при уменьшении интенсивности света относительной яркости поверхностей, окрашенных в разные тона, вызванное переходом от фотопического (колбочкового) зрения к скотопическому (палочковому).

Эффект рамки. Вклад «степени замкнутости» компонентов иллюзии Понцо в создание иллюзорности размера: чем меньше расстояние, отделяющее линейный сегмент от ограничивающей его рамки, тем длиннее он кажется.

Эффект Струпа. Эффект, проявляющийся в том, что испытуемые, которых просят сказать, какого цвета данные слова, медленно справляются с заданием и допускают ошибки, если слово, напечатанное одним цветом, является названием другого цвета. Например, слово «красный» напечатано синей краской.

Эфферентные сигналы. Произвольные нейронные импульсы, поступающие в рецепторы из мозга. Примерами эфферентных сигналов могут быть сигналы, посылаемые мозгом глазам, когда они следят за движущимся объектом.

Эхолокация. Использование самогенерируемых отраженных звуковых волн (эха) для получения пространственной информации.

Ядра. Отделы центральной нервной системы, в которых сосредоточены большие группы нейронов, образующих синаптические связи. Функция ядер — обработка, интегрирование и трансформация сенсорной информации и даже ее простейший анализ.

Яркость. Один из основных психологических параметров света. Зависит преимущественно от физической интенсивности.

***L*-колбочки.** Колбочки, содержащие фотопигмент, чувствительный к длинноволновому («красному») свету.

***M*-клетки.** Одна из двух разновидностей ганглиозных клеток сетчатки, концентрирующихся преимущественно на ее периферии и не связанных с центральной ямкой. Реагируют быстро и скоротечно, при возбуждении демонстрируют короткий выброс активности и быстро «затухают». Имеют большие рецептивные поля, организованные по концентрическому принципу, и преимущественно реагируют на движение.

***M*-колбочки.** Колбочки, содержащие фотопигмент, чувствительный к средневолновому («зеленому») свету.

***P*-клетки.** Одна из двух разновидностей ганглиозных клеток сетчатки, связанных нейронной связью с центральной ямкой. Малоактивны, при стимуляции реагируют медленно, с некоторым индукционным периодом. Имеют маленькие рецептивные поля, организованные по концентрическому принципу, и реагируют на мелкие детали и цвет стационарного стимула.

***S*-колбочки.** Колбочки, содержащие фотопигмент, чувствительный к коротковолновому («синему») свету.

Литература

Abbe M. The temporal effect upon the perception of space. *Japanese Journal of Experimental Psychology,* 1937, *4,* 83–93.

Abboudi R., Glass C. A., Newby N. A., Flint J. A., & Craelius W. A biomimetic controller for a multi-finger prosthesis. *IEEE Transactions on Rehabilitation Engineering,* 1999, *7,* 121–129.

Abramov I., Gordon J., Henderson A., Hainline L, Dobson V., & LaBrossiere E. The retina of the newborn human infant. *Science,* 1982, *217,* 265–267.

Ackerman D. *A natural history of the senses.* New York: Random House, 1990.

Adam N., Rosner B. S., Hosick E. C., & Clark D. L. Effect of anesthetic drugs on time production and alpha rhythm. *Perception & Psycbopbysics,* 1971, *10,* 133–136.

Adams C. L., & Molfese D. L. Electrophysiological correlates of categorical speech perception for voicing contrasts in dogs. *Developmental Neuropsychology,* 1987, *3,* 175–189.

Adams J. A., Maurer D., & Davis M. Newborn's discrimination of chromatic from achromatic stimuli. *Journal of Experimental Child Psychology,* 1985, *41,* 267–281.

Addams R. An account of a peculiar optical phenomenon seen after having looked at a moving body. *Philosophy Magazine,* 1834, *5,* 373.

Adier K. & Peike C. Human homing orientation: Critique and alternative hypotheses. In D. S. Jones B. J. MacFadden, &J. L. Kirschvink (Eds.), *Biomagnetism.* New York: Plenum, 1985.

Ahern S. K., & Beatty J. Physiological signs of information processing vary with intelligence. *Science,* 1979, *205,* 1289–1292.

Akella G. D., Henderson S. A., & Drewnowski A. Sensory acceptance of Japanese green tea and soy products is linked to genetic sensitivity to 6-w-Propylthiouracil. *Nutrition and Cancer,* 1997, *29,* 146–151.

Akil H., Richardson D. E., Hughes J., & Barchas J. D. Enkephalin-like material elevated in ventricular cere-brospinal fluid of pain patients after analgetic focal stimulation. *Science,* 1978, *201,* 463–465.

Alajouanine T. Aphasia and artistic realization. *Brain,* 1948, *71,* 229–241.

Albright T. D. Form-cue invariant motion processing in primate visual cortex. *Science,* 1992, *255,* 1141–1143.

Allport G. W., & Pettigrew T. F. Cultural influences on the perception of movement. The trapezoid illusion among Zulus. *Journal of Abnormal and Social Psychology,* 1957, *55,* 104–120.

Alper J. Antinoise creates the sounds of silence. *Science,* 1991, *252,* 508–509.

Alpern M., Lawrence M., & Wolsk D. *Sensory processes,* Belmont, CA: Wordsworth, Brooks/Cole, 1967.

Altman J. *Organic foundations of animal behavior.* New York: Holt, Rinehart & Winston, 1966.

Amato I. Feeling at your fingertips. *Science,* 1992, *258,* 1436.

Ames A. Binocular vision as affected by relations between uniocular stimulus-patterns in commonplace environments. *American Journal of Psychology,* 1946, 59, 333–357.

Amoore J. E. Current status of the steric theory of odor. *Annals of the New York Academy of Sciences,* 1965, *116,* 457–475.

Amoore J. E. Specific anosmias. In T. V. Getchell R. L. Doty L. M. Bartoshuk, & J. B. Snow, Jr. (Eds.), *Smell and taste in health and disease.* New York: Raven Press, 1991.

Amoore J. E., Pelosi P., & Forrester L. J. Specific anosmias to 5 a-androst-l6-en-3-one and (i-pentadecalac-tone: The urinous and musky primary odors. *Chemical Senses and Flavor,* 1977, *2,* 401–425.

Angier N. Bizarre baby raises hopes for an endangered primate. *The New York Times,* May 19, 1992, pp. Cl, C10.

Angle J., & Wissman D. The epidemiology of myopia. *American Journal of Epidemiology,* 1980, *111,* 220–228.

Annis R. C., & Frost B. Human visual ecology and orientation anisotropies in acuity. *Science,* 1973, *182,* 729–731.

Anstis S. M. A chart demonstrating variations in acuity with retinal position. *Vision Research,* 1974, *14,* 589–592.

Anstis S. M., Picturing peripheral acuity. *Perception,* 1998, *27,* 817–825.

Anstis S. M., & Atkinson J. Distortions in moving figures viewed through a stationary slit. *American Journal of Psychology,* 1967, *80,* 572–586.

Anstis S., Hutahajan P., & Cavanagh. P. Optomotor test for wavelength sensitivity in guppyfish *(Poecilia reticu-latd). Vision Research,* 1998, *38,* 45–53.

Anstis S., & Reinhardt-Rutland A. Interaction between motion aftereffects and induced movement. *Vision Research,* 1976, *16,* 1391–1394.

Appelle S. Perception and discrimination as a function of stimulus orientation. *Psychological Bulletin,* 1972, *78,* 266–278.

Arlin M. The effects of physical work, mental work, and quantity on children's time perception. *Perception & Psy-chophysics,* 1989, *45,* 209–214.

Aronson E., & Rosenbloom S. Space perception in early infancy: Perception within a common auditory-visual space. *Science,* 1971, *172,* ll6l-ll63.

Arvidson K., & Friberg U. Human taste: Response and taste bud number in fungiform papillae. *Science,* 1980, *209,* 806–807.

Ashmead D. H., Wall R. S., Eaton S. B., Ebinger K. A., Snook-Hill M. M., Guth D. A., & Yang X. Echolocation reconsidered: Using spatial variations in the ambient sound field to guide locomotion. *Journal of Visual Impairment & Blindness,* 1998, *92,* 615–632.

Ashmead D. H., Wall R. S., Ebinger K. A., Eaton S. B., Snook-Hill M. M., & Yang X. Spatial hearing in children with visual disabilities. *Perception,* 1998, *27,* 105–122.

Aslin R. N., & Salapatek P. Saccadic localization of visual targets by the very young human infant. *Perception & Psychophysics,* 1975, *17,* 293–302.

Attneave F. Multistability in perception. *Scientific American,* 1971, *225,* 63–71.

Azar B. Communicating through pheromones. *APA Monitor,* 1998 (January), *29,* 1,12.

Badcock D. R., & Westheimer G. Spatial localisation and hyperacuity: The centre/surround localisation function has two substrates. *Vision Research,* 1985, *25,* 1259–1276.

Baddeley A. D. Time-estimation at reduced body tempera-ture. *AmericanJournal ofPsychology*, 1966, *79*, 475–479.

Baharloo S., Johnson P. A., Service S. K., & Gitschier J. Absolute pitch: An approach for identification of genetic and nongenetic components. *American Journal of Human Genetics*, 1998, *62*, 224–231.

Bahill A. T., & LaRitz T. D. Why can't batters keep their eyes on the ball? *American Scientist*, 1984, *72*, 249–253.

Baird J. C. The moon illusion: II. A reference theory. *Jour-nal of Experimental Psychology: General*, 1982, *III*, 304–315.

Bakan P. Attention research in 1896 (note). *Science*, 1967, *143*, 171.

Baker H. D. The instantaneous threshold and early dark adaptation. *Journal of the Optical Society of America*, 1953, *43*, 798–803.

Baker H. D., & Rushton W. A. H. The red-sensitive pigment in normal cones. *Journal of Physiology*, 1965, *176*, 56–72.

Baker R. R. Goal orientation by blindfolded humans after long-distance displacement: Possible involvement of a magnetic sense. *Science*, 1980, *210*, 555–557.

Baker R. R., Mather J. G., & Kennaugh J. H. Magnetic bones in human sinuses. *Nature*, 1983, *301*, 78–80.

Baker R. R., & Parker G. A. The evolution of bird coloration. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 1979, *B287*, 63–120.

Ball W., & Tronick E. Infant responses to impending collision: Optical and real. *Science*, 1971, *171*, 818–820.

Balota D. A. Automatic semantic activation and episodic memory encoding. *Journal of Verbal Learning & Verbal Behavior*, 1983, *22*, 88–104.

Balota D. A., & Rayner K. Parafoveal visual information and semantic contextual constraints. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 1983, *9*, 726–738.

Banich M. T. Integration of information between the cerebral hemispheres. *Current Directions in Psychological Science*, 1998, *7*, 32–36.

Banich M. T. & Heller W. Evolving perspectives on later-alization of function. *Current Directions in Psychological Science*, 1998, *7*, 1–2.

Banks M. S. Infant refraction and accommodations. In S. Sokol (Ed.), Electrophysiological and psychophysics: Their use in ophthalmic diagnosis. *International Ophthalmology Clinics*, 1980, *20*, 205–232.

Banks M. S., Aslin R. N., & Letson R. D. Sensitivity period for the development of human binocular vision. *Science*, 1975, *190*, 675–677.

Banks M. S., & Bennett P. J. Optical and photoreceptor immaturities limit the spatial and chromatic vision of human neonates. *Journal of the Optical Society of America*, 1988, *5*, 2059–2079.

Banks M. S., & Salapatek P. Infant visual perception. In P. H. Mussen (Ed.), *Handbook of child psychology*. Volume II. New York: John Wiley, 1983.

Banton T., & Levi D. M. The perceived strength of illusory contours. *Perception & Psychophysics*, 1992, *52*, 676–684.

Bar M., & Biederman I. Subliminal visual priming. *Psychological Science*, 1998, *9*, 464–469.

Barclay C. D., Cutting J. E., & Kozlowski L. T. Temporal and spatial factors in gait perception that influence gender recognition. *Perception & Psychophysics*, 1978, *23*, 145–152.

Barinaga M. Giving personal magnetism a whole new meaning. *Science*, 1992, 256; 967.

Barinaga M. How the brain sees in three dimensions. *Science*, 1998, *281*, 500–501.

Barlow H. B., Blakemore C., & Pettigrew J. O. The neural mechanism of binocular depth discrimination. *Journal of Physiology*, 1967, *193*, 327–342.

Barlow J. D. Pupillary size as an index of preference in political candidates. *Perceptual and Motor Skills*, 1969, *28*, 587–590.

Baron-Cohen S., Burt L., Smith-Laittan F., Harrison J., & Bolton P. Synaesthesia: Prevalence and familiarity. *Perception*, 1996, *25*, 1073–1079.

Barrera-Mera B., & Barrera-Calva E. The Cartesian clock metaphor for pineal gland operation pervades the origin of moderen chronobiology, *Neuroscience and Biobebavioral Reviews*, 1998, *23*, 1–4.

Barrow H. G. & Tenenbaum J. M. Computational approaches to vision. In K. R. Boff, L. Kaufman & J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance, Vol. II. Cognitive processes and performance*. New York: Wiley, 1986.

Bartley S. H. The psychophysiology of vision. In S. S. Stevens (Ed.), *Handbook of experimental psychology*. New York: John Wiley, 1951.

Bartoshuk L. M. Bitter taste of saccharin related to the genetic ability to taste the bitter substance 6-n-propyl-thiouracil. *Science*, 1979, *205*, 934–935.

Bartoshuk L. M. Taste. In R. C. Atkinson R. J. Herrnstein G. Lindzey, & R. D. Luce (Eds.), *Stevens' handbook of experimental psychology* (2nd ed.). New York: John Wiley, 1988.

Bartoshuk L. M., Lee C. H. & Scarpellino R. Sweet taste of water induced by artichoke *(Cynara scolymus)*. *Science*, 1972, *178*, 988–990.

Bartoshuk L. M., Duffy V. B., Lucchina L. A., Prutkin J. & Fast K. Prop (6-n-propylthiouracil) supertasters and the saltiness of NaCl. In Murphy C. (Ed.), *International Symposium on Ofaction and Taste*. New York: New York Academy of Sciences, 1997.

Bashford J. A., Riener K. R., & Warren R. M. Increasing the intelligibility of speech through multiple phonemic restorations. *Perception & Psycbophysics*, 1992, *51*, 211–217.

Basso M. A., & Wurtz R. H. Modulation of neuronal activity in superior colliculus by changes in target probability. *The Journal of Neuroscience*, 1998, *18*, 7519–7534.

Batista A. P., Buneo C. A., Snyder L. H., & Anderson R. A. Reach plans in eye-centered coordinates. *Science*, 1999, *285*, 257–260.

Batteau D. W. The role of pinna in human localization. *Proceedings of the Royal Society of London*, 1967, *168* (1011), Series B, 158–180.

Batteau D. W. Listening with the naked ear. In S. J. Freed-man (Ed.), *The neuropsycbology of spatially oriented behavior*. Homewood, IL: Dorsey, 1968.

Bauer J. A. Development of visual cliff discrimination by infant hooded rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1973, *84*, 380–385.

Bauer J. A., & Held R. Comparison of visually guided reaching in normal and deprived infant monkeys. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 1975, *1*, 298–308.

Bauer J. A.Jr., Owens D. A., Thomas J., & Held R. Monkeys show an oblique effect. *Perception,* 1979, *8,* 247–253.
Baxter D. W., & Olszewski J. Congenital universal insen-sitivity to pain. *Brain,* 1960, *83,* 381–393.
Beagley W. K. Interaction of Muller-Lyer with filled-unfilled space illusion: An explanation of Muller-Lyer asymmetry. *Perception & Psycbophysics,* 1985, *37,* 45–49.
Beatty J., & Wagoner B. L. Pupillometric signs of brain activation vary with level of cognitive processing. *Science,* 1978, *199,* 1216–1218.
Beauchamp G. K. The human preference for excess salt. *American Scientist,* 1987, *75,* 27–33.
Beauchamp G. K., Bertino M., Burke D., & Engelman K. Experimental sodium depletion and salt taste in normal volunteers. *American Journal of Clinical Nutrition,* 1990, *51,* 881–889.
Beauchamp G. K., Cowart B. J., & Moran M. Developmental changes in salt acceptability in human infants. *Developmental Psychology,* 1986, *19,* 17–25.
Beauchamp G. K., Cowart B., & Schmidt H. J. Development of chemosensory sensitivity and preference. In T. V. Getchell R. L. Doty L. M. Bartoshuk, & J. B. Snow (Eds.), *Smell and taste in health and disease.* New York; Raven Press, 1991.
Beauchamp G. K., & Moran M. Dietary experience and sweet taste preference in human infants. *Appetite,* 1982, *3,* 139–152.
Beauvois M. W. The effect of tone duration on auditory stream formation. *Perception & Psycbophysics,* 1998, *60,* 852–861.
Beauvois M. W. & Meddis R. Computer simulation of Gestalt auditory grouping by frequency proximity. In L. S. Smith & P. J. B. Hancock (Eds.), *Neural computation and psychology.* (Proceedings of the 3rd neural computation and psychology workshop, Stirling, Scotland, 31 August-2 September 1994). London: Springer-Verlag, 1995.
Beck J. Effect of orientation and of shape similarity on perceptual grouping. *Perception & Psychophysics,* 1966, *1,* 300–302.
Beck J. Textural segmentation. In J. Beck (Ed.), *Organization and representation in perception.* Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum, 1982.
Becklen R., & Wallach H. How does speed change affect induced motion? *Perception & Psychophysics,* 1985, *37,* 231–236.
Bedford F. L. Constraints on learning new mappings between perceptual dimensions. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance,* 1989, *15,* 232–248.
Beebe-Center J. G., & Waddell D. A general psychological scale of taste. *Journal of Psychology,* 1948, *26,* 517–524.
Beeman M. J., & Chiarello C. Complementary right- and left-hemisphere language comprehension. *Current Directions in Psychological Science,* 1998, *7,* 2–8.
Beidler L. M. Dynamics of taste cells. In Y. Zotterman (Ed.), *Olfaction and taste,* Volume I. New York: Macmil-lan, 1963.
Békésy G. von. On the resonance curve and the decay period at various points on the cochlear partition. *Journal of the Acoustical Society of America,* 1949, *21,* 245–249.
Békésy G. von. Description of some mechanical properties of the organ of Corti. *Journal of Acoustical Society of America,* 1953, *25,* 770–785.

Békésy G. von. Human skin perception of traveling waves similar to those on the cochlea. *Journal of the Acoustical Society of America,* 1955, *27,* 830–841.
Békésy G. von, The ear. *Scientific American,* 1957, *197,* 66–78.
Békésy G. von. Frequency in the cochleas of various animals. In E. G. Weaver (Trans. Ed.), *Experiments in hearing.* New York: I960, 500–534.
Békésy G. von. Hearing theories and complex sounds. *Journal of the Acoustical Society of America,* 1963, *35,* 588–601.
Békésy G. von. *Experiments in bearing.* New York: Mc-Graw-Hill, 1967.
Békésy G. von. Experimental models of the cochlea with and without nerve supply. In G. L. Rasmussen & W. F. Windle (Eds.), *Neural mechanisms of the auditory and vestibular systems.* Springfield, IL: Charles C. Thomas, 1969.
Békésy G. von. Localization of visceral pain and other sensations before and after anesthesia. *Perception &Psy-cbophysics,* 1971, *9,* 1–4.
Békésy G. von, & Rosenblith W. A. The mechanical properties of the ear. In S. S. Stevens (Ed.), *Handbook of experimental psychology.* New York: John Wiley, 1951.
Bell C. R. Time estimation and increases in body temperature. *Journal of Experimental Psychology,* 1965, *70,* 232–234.
Bell C. R., & Proving K. A. Relation between physiological responses to environmental heat and time judgments. *Journal of Experimental Psychology,* 1963, *66,* 572–579.
Bell F. R. The variation in taste thresholds of ruminants associated with sodium depletion. In Y. Zotterman (Ed.), *Olfaction and taste.* New York: Macmillan, 1963.
Benedetti F. Processing of tactile spatial information with crossed fingers. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance,* 1985, *11,* 517–525.
Benedetti F. Tactile diplopia (diplesthesia) on the human fingers. *Perception,* 1986, *15,* 83–91. (a)
Benedetti F. Spatial organization of the diplesthetic and nondiplesthetic areas of the fingers. *Perception,* 1986, *15,* 285–301. (b)
Benedetti F. Exploration of a rod with crossed fingers. *Perception & Psycbophysics,* 1988, *44,* 281–284.
Benedetti F. Perceptual learning following a long-lasting tactile reversal. *Perception & Psycbophysics,* 1991, *17,* 267–277.
Benson C., & Yonas A. Development of sensitivity to static pictorial depth information. *Perception & Psychophysics,* 1973, *13,* 361–366.
Berbaum K., Bever T., & Chung C. S. Light source position in the perception of object shape. *Perception,* 1983, *12,* 411–416.
Berbaum K., Bever T., & Chung C. S. Extending the perception of shape from known to unknown shading. *Perception,* 1984, *13,* 479–88.
Berbaum K., Tharp D., & Mroczek K. Depth perception of surfaces in pictures: Looking for conventions of depiction in Pandora's box. *Perception,* 1983, *12,* 5–20.
Bergeijk W. A., van Pierce J. R., & David E. E., Jr. *Waves and the ear.* Garden City, NY: Anchor Books/Double-day, I960.
Berman B. M., Ezzo J., Hadhazy V. & Swyers J. P. Is acupuncture effective in the treatment of fibromyalgia? *Journal of Family Practice,* 1999, *48,* 213–218.
Bernard M. E., Bachenberg T. C., Brey R. H. Benign paroxysmal positional vertigo: The canalith repositioning procedure. *American Family Physician,* 1996, *53,* 2613–2616.

Bernstein I. L. Flavor aversion. In T. V. Getchell R. L. Doty L. M. Bartoshuk, & J. B. Snow, Jr. (Eds.), *Smell and taste in health and disease.* New York: Raven Press, 1991.

Bernstein I. H., Bissonnette V., Vyas A., & Barclay P. Semantic priming. Subliminal perception of context? *Perception & Psycbophysics,* 1989, *45,* 153–161.

Bernstein I. L. Learned taste aversion in children receiving chemotherapy. *Science,* 1978, *200,* 1302–1303.

Bernstein I. L., & Webster M. M. Learned taste aversions in humans. *Physiology and Behavior,* 1980, *25,* 363–366.

Berry K. E., Sink J. D., Patton S., & Ziegler J. H. Characterization of the swine sex odor (SSO) components in boar fat volatiles. *Journal of Food Science,* 1971, *36,* 1086–1090.

Berry M. J. II, Brivanlou I. H., Jordan T. A., & Meister M. Anticipation of moving stimuli by the retina. *Nature,* 1999, *398,* 334–338.

Bertenthal B. I. Infants' perception of biomechanical motions: Intrinsic image and knowledge-based constraints. In C. Granrud (Ed.), *Visual perception and cognition in infancy.* Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum, 1992.

Bertenthal B. I., & Campos J. J. A systems approach to the organizing effects of self-produced locomotion during infancy. In C. Rovee-Collier & L. P. Lipsett (Eds.), *Advances in infancy research,* Volume 6. Norwood, NJ: Ablex, 1989.

Berthier M., Starkstein S., & Leiguarda R. Asymbolia for pain: A sensory disconnection syndrome. *Annals of Neurology,* 1988, *24,* 41–49.

Besner D., Stolz J. A., & Boutilier C. The Stroop effect and the myth of automaticity. *Psychonomic Bulletin and Review,* 1997, *94,* 221–225.

Besson J., & Chaouch A. Peripheral and spinal mechanisms of nociception. *Physiological Review,* 1987, *67,* 67–186.

Best C. T., & Avery R. A. Left-hemisphere advantage for click consonants is determined by linguistic significance and experience. *Psychological Science,* 1999, *10,* 65–70.

Best C. T., Morrongiello B., & Robson R. Perceptual equivalence of acoustic cues in speech and nonspeech perception. *Perception & Psychophysics,* 1981, *29,* 191–211.

Bever T. G., & Chiarello R. J. Cerebral dominance in musicians and nonmusicians. *Science,* 1974, *185,* 537–539.

Biederman I. On the semantics of a glance at a scene. In M. Kubovy &J.R. Pomerantz (Eds.), *Perceptual organization.* Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum, 1981.

Biederman I. Recognition-by-components: A theory of human image understandıng. *Psychological Review,* 1987, *94,* 115–147. (a)

Biederman I. Matching image edges to object memory. *Proceedings of the First International Conference on Computer Vision* (pp. 384–392). New York: IEE Computer Society, London, 1987. (b)

Biederman I. Higher-level vision. In D. N. Osherson S. M. Kosslyn, &J. M. Hollerbach (Eds.), *Visual cognition and action* (Vol. 2). Cambridge, MA: MIT Press, 1990.

Biederman I. Visual object recognition. In S. M. Kosslyn, & D. N. Osherson (Eds.), *Visual cognition* (Vol. 2), Cambridge, MA: MIT Press, 1995.

Biederman I., & Bar M. One-shot viewpınt invariance in matching novel objects. *Vision Research,* 1999.

Biederman I., Mezzanotte R. J., & Rabinowitz J. C. Scene perception: Detecting and judging objects undergoing relational violations. *Cognitive Psychology,* 1982, *14,* 143–177.

Bienenstock E., & Doursat R. Issues of representation in neural networks. In A. Gorea (Ed.), *Representations of vision.* Cambridge, MA: Cambridge University Press, 1991.

Bigand E. Perceiving musical stability: The effect of tonal structure, rhythm, and musical expertise. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance,* 1997, *23,* 808–822.

Billing J., & Sherman P. W. Antimicrobial functions of spices: Why some like it hot. *The Quarterly Review of Biology,* 1998, *73,* 3–38.

Binder J. R., Frost J. A., Hammeke T. A., Cox R. W., Rao S. M., & Prieto T. Human brain language areas identified by functional magnetic resonance imaging. *The Journal of Neuroscience,* 1996, *17,* 353–362.

Bingham G. P. Dynamics and the problem of visual event recognition. In T. R. Port & T. van Gelder (Eds.), *Mind as motion: Dynamics, behavior and cognition.* Cambridge, MA: MIT Press, 1995.

Bingham G. P., Schmidt R. C., & Rosenblum L. D. Dynamics and the orientation of kinematic forms in visual event recognition. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception & Performance,* 1995, *21,* 1473–1493.

Birnholz J. C. The development of human fetal eye movement patterns, defence, 1981, *223,* 679–681.

Birnholz J. C., & Benacerraf B. R. The development of human fetal hearing. *Science,* 1983, *222,* 516–518.

Bishop G. H. Relation of pain sensory threshold to form of mechanical stimulator. *Journal of Neuropbysiology,* 1949, *12,* 51–57.

Blake R. Cats perceive biological motion. *Psychological Science,* 1993, *4,* 54–57.

Blake R., & Cormack R. H. Psychophysical evidence for a monocular visual cortex in stereoblind humans. *Science,* 1979, 200, 1497–1499.

Blakemore C., & Cooper G. F. Development of the brain depends on the visual environment. *Nature,* 1970, *228,* 477–478.

Blakemore C., & Sutton P. Size adaptation: A new aftereffect. *Science,* 1969, *166,* 245–247.

Blakemore S. J., Frith C. D., & Wolpert D. M. Spatio-temporal prediction modulates the perception of self-produced stimuli. *Journal of Cognitive Neuroscience,* 1999, *11,* 551–559.

Blakemore S. J., Wolpert D. M., & Frith C. D. Central cancellation of self-produced tickle sensation. *Nature Neuroscience,* 1998, *1,* 635–640.

Blakemore S. J., Wolpert D. M., & Frith C. D. The cerebellum contributes to somatosensory cortical activity during self-produced tactile stimulation. *Neurolmage,* 1999, *10,* 448–459.

Block R. A. Experiencing and remembering time: Affor-dances, context, and cognition. In I. Levin & D. Zakay (Eds.), *Time and human cognition: A life-span perspective.* Amsterdam: North Holland, 1989.

Block R. A. Models of psychological time. In R. A. Block (Ed.), *Cognitive models of psychological time.* Hillsdale. NJ: Lawrence Erlbaum, 1990.

Block R. A., George E. J., & Reed M. A. A watched pot sometimes boils: A study of duration experience. *Acta Psychologica,* 1980, *46,* 81–94.

Bloomer C. M. *Principles of visual perception.* New York: Van Nostrand Reinhold, 1976.

Blumstein D. T. & Armitage K. B. Alarm calling in yellow-bellied marmots: I. The meaning of situationally variable alarm calls. *Animal Behaviour,* 1997, *53,* 143–171.

Blumstein D. T., Steinmetz J., Armitage K. B., & Daniel J. C. Alarm calling in yellow-bellied marmots: II. The importance of direct fitness. *Animal Behaviour,* 1997, *53,* 173–184.

Bobko D. J., Bobko P., & Davis M. A. Effect of visual display scale on duration estimates. *Human Factors,* 1986, *28,* 153–158.

Bolanowski S. J., Gescheider G. A., Verillo R. T., & Checkosky C. M. Four channels mediate the mechanical aspects of touch. *Journal of the Acoustical Society of America,* 1988, *84,* 1680–1694.

Boltz M. G. The estimation and attentional perspective. *Perception & Psychophysics,* 1991, *49,* 422–433.

Boltz M. G. The generation of temporal and melodic expectancies during musical listening. *Perception & Psychophysics,* 1993, *53,* 585–600.

Boltz M. G. Task predictability and remembered duration. *Perception & Psychophysics,* 1998, *60,* 768–784 (a).

Boltz M. G. The processing of temporal and nontemporal information in the remembering of event duration and musical structure. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance,* 1998, *24,* 1087–1104 (b).

Boltz M. G. The relationship between internal and external determinants of time estimation behavior. In V. DeKeyser G. d'Ydewalle, and Y. A. Vandierendonck (Eds.), *Time and the dynamic control of behavior,* (pp. 109–127). Gottinge, Germany: Hogrefe & Huber Publishers, 1998(c).

Boltz M. G. Tempo discrimination of musical patterns: Effects due to pitch and rhythmic structure. *Perception & Psychopbysics,* 1998, *60,* 1357–1373. (d)

Boltz M. G., Kupperman C., & Dunne J. The role of learning in remembered duration. *Memory & Cognition,* 1998, *26,* 903–921.

Bonato P., & Cataliotti J. The effects of figure/ground, perceived area, and target saliency on the luminosity threshold. *Perception & Psychophysics,* 2000, *62,* 341–349.

Bonda E., Petrides M., Ostry D., & Evans A. Specific involvement of human parietal systems and the amygdala in the perception of biological movement. *Journal of Neuroscience,* 1996, *161,* 3737–3744.

Bonnet C. Thresholds of motion perception. In A. Wertheim W. Wagenaar, & H. W. Leibowitz (Eds.), *Tutorials in motion perception.* New York: Plenum, 1982.

Boring E. G. A new ambiguous figure. *American Journal of Psychology,* 1930, *42,* 444–445.

Boring E. G. *Sensation and perception in the history of experimental psychology.* New York: Appleton-Century-Crofts, 1942.

Boring E. G. The moon illusion. *American Journal of Physics,* 1943, *11,* 55–60.

Boring E. G. *A history of experimental psychology* (2nd ed.). New York: Appleton-Century-Crofts, 1950.

Boring E. G. Size constancy in a picture. *American Journal of Psychology,* 1964, *77,* 494–498.

Boring E. G., Langfeld H. S., & Weld H. P. *Foundations of psychology.* New York: John Wiley, 1948.

Bornstein M. H., Kessen W., & Weiskopf S. The categories of hue in infancy. *Science,* 1976, *191,* 201–202.

Bossom J., & Hamilton C. R. Interocular transfer of prism-altered coordinations in split-brain monkeys. *Journal of Comparative and Physiological Psychology,* 1963, *56,* 769–774.

Botstein D. The molecular biology of color vision. *Science,* 1986, *232,* 142–143.

Bough E. W. Stereoscopic vision in the macaque monkey: A behavioural demonstration. *Nature,* 1970, *225,* 42–44.

Boutsen, L, Lamberts K., & Verfaillie K. Recognition times of different views of 56 depth-rotated objects: A note concerning Verfaillie and Boutsen (1995). *Perception & Psycbopbysics,* 1998, *60,* 900–907.

Bowditch H. P., & Hall G. S. Optical illusions of motion. *Journal ofPhysiology,* 1882, *3,* 297–307.

Bower T.G.R. *Development in infancy:*San Francisco: W. H. Freeman. 1974.

Bower T.G.R., Broughton J. M., & Moore M. K. Infant responses to approaching objects: An indicator of response to distal variables. *Perception & Psychophysics,* 1971, *9,* 193–196.

Braddick O. J., Wattam-Bell,J., &Atkinson,J. Orientation-specific cortical responses develop in early infancy. *Nature,* 1986, *320,* 617–619.

Bradley D. R., & Dumais S. T. Ambiguous cognitive contours. *Nature,* 1975, *257,* 582–584.

Bradley D. R., Dumais S. T., & Petry H. M. Reply to Cavonius. *Nature,* 1976, *261,* 77–78.

Bradley D. R., & Petry H. M. Organizational determinants of subjective contour: The subjective necker cube. *American Journal of Psychology,* 1977, *90,* 253–262.

Bradshaw J. L., & Nettleton N. C. *Human cerebral asymmetry.* Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall, 1983.

Brainard M. S., & Knudsen E. I. Experience affects brain development. *American Journal of Psychiatry,* 1998, *155,* 1000.

Brauner J. D., & Lit A. The Pulfrich effect, simple reaction time, and intensity discrimination. *American Journal of Psychology,* 1976, *89,* 105–114.

Bravo M., Blake R., & Morrison S. Cats see subjective contours. *Vision Research,* 1988, *28,* 861–865.

Bregman A. S. Asking the «what for» question in auditory perception. In M. Kubovy & J. R. Pomerantz (Eds.), *Perceptual organization.* Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum, 1981.

Bregman A. S. *Auditory scene analysis: The perceptual organization of sound.* Cambridge, MA: MIT Press, 1990.

Bregman A. S. Auditory scene analysis: hearing in complex environments. In S. McAdams & E. Brigand (Eds.), *Cognitive aspects of human audition.* Oxford, Great Britain: Oxford University Press, 1993 (pp. 10–36).

Bregman A. S., Colantonio C., & Ahad P. A. Is a common grouping mechanism involved in the phenomena of illusory continuity and stream segregation? *Perception & Psychophysics,* 1999, *61,* 195–205.

Breitwisch R., & Whitesides G. H. Directionality of singing and non-singing behavior of mated and unmated northern mockingbirds. *Animal Behaviour*, 1987, *35*, 331–339.
Bridgeman B. *The biology of behavior and mind*. New York: John Wiley, 1988.
Bridgeman B., & Delgardo D. Sensory effects of eye press are due to efference. *Perception & Psychophysics*, 1984, *36*, 482–484.
Brown J. F. The thresholds for visual movement. *Psycbol-ogische Forscbung*, 1931, *14*, 249–268. Reproduced in I. M. Spigel (Ed.), *Readings in the study of visually perceived movement*. New York: Harper & Row, 1965.
Brown J. L. The structure of the visual system. In C. H. Graham (Ed.), *Vision and visual perception*. New York: John Wiley, 1965.
Brown J. L., Shively F. D., LaMotte R. H., & Sechzer J. A. Color discrimination in the cat. *Journal of Comparative* and Physiological Psychology, 1973, *84*, 534–544.
Brown J. M., & Koch C. Influences of closure, occlusion, and size on the perception of fragmented pictures. *Perception & Psychophysics*, 1993, *53*, 436–442.
Brown J. M., & Weisstein N. A phantom context effect: Visual phantoms enhance target visibility. *Perception & Psychophysics*, 1988, *43*, 53–56.
Brown P. K., & Wald G. Visual pigments in single rods and cones in the human retina. *Science*, 1964, *144*, 45–52.
Brown R. J., & Thurmond J. B. Preattentive and cognitive effects on perceptual completion at the blind spot. *Perception & Psychophysics*, 1993, *53*, 200–209.
Brown S. W. Time perception and attention: The effects of prospective versus retrospective paradigms and task demands on perceived duration. *Perception & Psychophysics*, 1985, *38*, 115–124.
Brown W. A. The placebo effect. *Scientific American*, 1997 (January), 90–95.
Bruce C., Desimone R., & Gross C. G. Visual properties of neurons in a polysensory area of the superior temporal sulcus of the macaque. *Journal of Neurophysiology*, 1981, *46*, 369–384.
Bruce V., & Green P. *Visual perception physiology, psychology and ecology* (2nd Ed.). Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum, 1990.
Buck L. B. The olfactory multigene family. *Current Opinion in Neurobiology*, 1992, *2*, 282–288.
Buck L. B., & Axel R. A novel multigene family may encode odorant receptors: A molecular basis for odorant recognition. *Cell*, 1991, *65*, 175–187.
Buffardi L. Factors affecting the filled-duration illusion in the auditory, tactual, and visual modalities. *Perception & Psychophysics*, 1971, *10*, 292–294.
Burnham R. W., Hanes R. M., & Bartleson C. J. *Color: A guide to basic facts and concepts*. New York: Wiley, 1963.
Burr D. C., & Ross J. Contrast sensitivity at high velocities. *Vision Research*, 1982, *22*, 479–484.
Buss A. H. *Psychology: Man in perspective*. New York: Wiley, 1973.
Butler R. A. An analysis of the monaural displacement of sound in space. *Perception & Psychophysics*, 1987, *41*, 159–164.
Butler R. A., & Humanski R. A. Localization of sound in the vertical plane with and without high-frequency spectral cues. *Perception & Psychophysics*, 1992, *51*, 182–186.

Butterworth G., & Hicks L. Visual proprioception and postural stability in infancy: A developmental study. *Perception,* 1977, *6,* 255–262.

Cabe P. A., & Pittenger. J. B. Human sensitivity to acoustic information from vessel filling. *Psychology: Human Perception and Performance Journal* of Experimental, 2000, *26,* 313–324.

Cagan R. H. Chemostimulatory protein: A new type of taste stimulus. *Science,* 1973, *181,* 32–35.

Cahoon D., & Edmonds E. M. The watched pot still won't boil: Expectancy as a variable in estimating the passage of time. *Bulletin of the Psychonomic Society,* 1980, *16,* 115–116.

Cain W. S. A history of research on smell. In E. C. Carterette & M. P. Friedman (Eds.), *Handbook of perception, Volume VI, A: Tasting and smelling.* New York: Academic Press, 1978.

Cain W. S. To know with the nose: Keys to odor identification. *Science,* 1979, *203,* 467–470.

Cair M. C., Gillespie D. C., & Stryker M. P. The role of experience in the development of columns in the cat visual cortex. *Science,* 1998, *279,* 566–570.

Calvert G. A., Bullmore E. T., Brammer M. J., Campbell R., Williams S. C. R., McGuire P. K., Woodruff P. W. R., Iversen S. D., & David A. S. Activation of auditory cortex during silent lipreading. *Science,* 1997, *25,* 593–596.

Campbell F. W., & Wurtz R. H. Saccadic omission: Why we do not see a grey-out during a saccadic eye movement. *Vision Research,* 1978, *18,* 1297–1303.

Campbell S. S., & Murphy P. J. Extraocular circadian pho-totransduction in humans. *Science,* 1998, *279,* 396–399.

Campos J. J., Hiatt S., Ramsay D., Henderson C., & Svejda M. The emergence of fear on the visual cliff. In M. Cann A., & Ross D. A. Olfactory stimuli as context cues in human memory. *American Journal of Psychology,* 1989, *102,* 91–102.

Carello C., Anderson K. L., & Kunkler-Peck A. J. Perception of object length by sound. *Psychological Science,* 1998, *9,* 211–214.

Carlson N. R. *Physiology of behavior* (4th ed.). Boston: Allyn and Bacon, 1991.

Carlson-Smith C., & Wiener W. R. The auditory skills necessary for echolocation: A new explanation. *Journal of Visual Impairment & Blindness.* 1996, *90,* 21–35.

Carmon A., & Nachson I. Ear asymmetry in perception of emotional non-verbal stimuli. *Acta Psychologies,* 1973, *37,* 351–357.

Caron A. J., Caron R. F., & Carlson V. R. Infant perception of the invariant shape of objects varying in slant. *Child Development,* 1979, *50,* 716–721.

Carpenter J. A. Species difference in taste preferences. *Journal of Comparative and Physiological Psychology,* 1956, *49,* 139–144.

Carr T. H. Perceiving visual language. In K. R. Boff, L. Kaufman, &J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance. Volume II: Cognitive processes and performance.* New York: John Wiley, 1986.

Carr W. J., & McGuigan D. I. The stimulus basis and modification of visual cliff performance in the rat. *Animal Behaviour,* 1965, *13,* 25–29.

Catalano S. M., & Shatz C. J. Activity-dependent cortical target selection by thalamic axons. *Science,* 1998, *281,* 559–562.

Caterina M. J., Leffler A., Malmberg A. B., Martin W. J., Trafton J., Pertersen-Zeitz K. R., Koltzenburg M., Bas-baum A. I., & Julius D. Impaired nociception and pain sensation in mice lacking the capsaicin receptor, *Science*, 2000, *288*, 306–313.

Caterina M. J., Rosen T. A., Tominaga M., Brake A. J., & Julius D. A capsaicin-receptor homologue with a high threshold for noxious heat. *Nature*, 1999, *398*, 436–441.

Cazals Y., Aran, J-M., Erre, J-P., & Guilhaume A. Acoustic responses after total destruction of the cochlear receptor: Brainstem and auditory cortex. *Science*, 1980, *210*, 83–85.

Chan A. S., Ho, Y-C., & Cheung, M-C. Music training improves verbal memory. *Nature*, 1998, *396*, 128.

Chapanis A. How we see: A summary of basic principles. In *Human factors in undersea warfare*. Washington, DC: National Research Council, 1949.

Chapanis A., & Mankin D. A. The vertical-horizontal illusion in a visually-rich environment. *Perception & Psy-cbophysics*, 1967, *2*, 249–255.

Chapman P. R., & Underwood G. Visual search of driving situations: Danger and experience. *Perception*, 1998, *27*, 951–964.

Chartrand S. Patents: Texas Instruments develops a display screen that creates renewable raised dots for Braille readers. *The New York Times*, April, 7, 1997, page D4.

Chaudhari N., Yang H., Lamp C., Delay E., Cartford C., Than T., & Roper S. The taste of monosodium gluta-mate: Membrane receptors in taste buds. *Journal of Neu-roscience*, 1996, *16*, 3817–3826.

Cheesman J., & Merikle P. M. Priming with and without awareness. *Perception & Psycbopbysics*, 1984, *36*, 387–395.

Chen D., Collins J. S., & Goldsmith T. H. The ultraviolet receptor of bird retinas. *Science*, 1984, *225*, 337–340.

Chen D., & Haviland-Jones J. Rapid mood change and human odors. *Physiology and Behavior*, 1999, *68*, 241–250.

Chen X. H., Guo S. F., Chang C. G., & Han J. S. Optimal conditions for eliciting maximal electroacupuncture analgesia with dense-and-disperse mode of stimulation. *American Journal of Acupuncture*, 1994, *22*, 47–53.

Cholewiak R. W., & Sherrick C. E. A computer-controlled matrix system for presentation to the skin of complex spatiotemporal patterns. *Behavioral Research Methods and Instrumentation*, 1981, *13*, 667–673.

Christenfeld N., Gerin W., Linden W., & Sanders M. Social support effects on cardiovascular reactivity: Is a stranger as effective as a friend? *Psychosomatic Medicine*, 1997, *59*, 388–398.

Christensen J. P., & Huang Y. L. The auditory tau effect and memory for pitch. *Perception & Psycbophysics*, 1979, *26*, 489–494.

Christman R. J, *Sensory experience* (2nd ed.). New York: Harper & Row, 1979.

Cicerone C. M., & Nerger J. L. The relative numbers of long-wavelength-sensitive to middle-wavelength-sensitive cones in the human fovea centralis. *Vision Research*, 1989, *29*, 115–128.

Clavadetscher J. E., Brown A. M., Ankrum C., & Teller D. Y. Spectral sensitivity and chromatic discriminations in 3- and 7-week-old human infants. *Journal of the Optical Society of America A*, 1988, *5*, 2093–2105.

Clocksin W. F. Perception of surface slant and edge labels from optical flow: A computational approach. *Perception 1980, 9,* 253–271.

Cohen J. Psychological time. *Scientific American,* 1964, *211,* 116–124.

Cohen J., Hansel C. E. M., & Sylvester J. D. A new phenomenon in time judgment. *Nature,* 1953, *172,* 901–903.

Cohen J., Hansel C. E. M., & Sylvester J. D. Interdependence of temporal and auditory judgments. *Nature,* 1954, *174,* 642.

Cohen J., Hansel C. E. M., & Sylvester J. D. Interdependence in judgments of space, time and movement. *Acta Psycbologica,* 1955, *11,* 360–372.

Cohen L. A. Analysis of position sense in human shoulder. *Journal of Neurophysiology,* 1958, *21,* 550–562.

Cohen L. D., Kipnes D., Kunkle E. G., & Kubzansky P. E. Observations of a person with congenital insensi-tivity to pain. *Journal of Abnormal and Social Psychology,* 1955, *51,* 333–338.

Cohen W. Spatial and textural characteristics of the Ganzfeld. *American Journal of Psychology,* 1957, *70,* 403–410.

Cohen W. Color-perception in the chromatic Ganzfeld. *American Journal of Psychology,* 1958, *71,* 390–394.

Cohen Y., & Knudsen E. I. Maps versus clusters: different representations of auditory space in the midbrain and forebrain. *Trends in Neuroscience,* 1999, *22,* 128–135.

Cohn R. Differential cerebral processing of noise and verbal stimuli. *Science,* 1971, *272,* 599–601.

Colby C. L., Duhamel,J. R., & Goldberg M. E. Oculocen-tric spatial representation in parietal cortex. *Cerebral Cortex,* 1995, *5,* 470–481.

Collings V. B. Human taste response as a function of locus of stimulation on the tongue and soft palate. *Perception & Psychophysics,* 1974, *16,* 169–174.

Collins C. C. Tactile vision synthesis. In T. D. Sterling E. A. Bering S. V. Pollack, & H. G. Vaughan (Eds.), *Visual prosthesis.* New York: Academic Press, 1971.

Conrad D. G., Elsmore T. F., & Sodetz F. J. A^Tetrahy-drocannabinol: Dose-related effects on timing behavior in chimpanzee. *Science,* 1972, *175,* 547–550.

Cook M., & Birch R. Infant perception of the shapes of tilted plane forms. *Infant Behavior and Development,* 1984, *7,* 389–402.

Corbin A. *The foul and the fragrant.* Cambridge, MA: Harvard University Press, 1986.

Coren S. Subjective contours and apparent depth. *Psychological Review,* 1972, *79,* 359–367.

Coren S. *The intelligence of dogs: Canine consciousness and capabilities.* New York: Free Press, 1994.

Coren S., & Aks D. J. Moon illusion in pictures: A multi-mechanism approach. *Journal of Experimental Psychology; Human Perception and Performance,* 1990, *16,* 365–380.

Coren S., & Girgus J. S. *Seeing is deceiving: The psychology of visual illusion.* Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum, 1978.(a)

Coren S., & Girgus J. S. Visual illusions. In R. Held H. W. Leibowitz, & H.-L. Teuber (Eds.), *Handbook of sensory physiology, Vol. Ill: Perception.* New York: Springer Verlag, 1978(b).

Coren S., & Girgus J. S. Principles of perceptual organization: The Gestalt illusions. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance,* 1980, *6,* 404–412.

Coren S., Porac C., & Theodor L. H. The effects of perceptual set on the shape and apparent depth of subjective contours. *Perception & Psycbopbysics,* 1986, *39,* 327–333.

Coren S., Porac C., & Ward L. M. *Sensation and perception* (2nd ed.). New York: Academic Press, 1984.

Corina D. P., Vaid J., & Bellugı U. The linguistic basis of left hemisphere specialization. *Science,* 1992, *255,* 1258–1260.

Cormack L. K., Stevenson S. B., & Schor C. M. (1993). Disparity-tuned channels of the human visual system. *Visual Neuroscience, 10,* 585–596.

Cornfield R., Frosdick J. P., & Campbell F. W. Grey-out elimination: The roles of spatial waveform frequency and phase. *Vision Research,* 1978, *18,* 1305–1311.

Cornelissen P., Hansen P., Hutton J., Evangelinou V., & Stein J. Magnocellular visual function and children's single word reading. *Vision Research,* 1998, *38,* 471–482.

Cornsweet T. N. The staircase-method in psychophysics. *Amencan Journal of Psychology,* 1962, *75,* 485–491.

Cornsweet T. N. Information processing in human visual systems. *Stanford Research Institute Journal,* 1969, Feature issue 5 (January).

Cornsweet T. N. *Visual perception.* New York; Academic Press, 1970.

Costanzo R. M., & Gardner E. P. A quantitative analysis of responses of direction-sensitive neurons in somatosen-sory cortex of awake monkeys. *Journal of Neuropbysiology,* 1980, *43,* 1319–1341.

Costanzo R. M., & Graziadei P. P. C. Development and plasticity of the olfactory system. In T. E. Finger & W. L Silver (Eds.), *Neurobiology of taste and smell.* New York: John Wiley, 1987.

Costanzo R. M., & Zasler N. B. Head trauma. In T. V. Getchell R. L. Doty L. M. Bartoshuk, & J. B. Snow (Eds.), *Smell and taste in health and disease.* New York: Raven Press, 1991.

Cottaris N. P., & DeValois R. L. Temporal dynamics of chromatic tuning in macaque primary visual cortex. *Nature,* 1998, *395,* 896–900.

Cotzin M., & Dallenbach K. M. «Facial vision:» The role of pitch and loudness in the perception of obstacles by the blind. *American Journal of Psychology,* 1950, *63,* 483–515.

Cowey A., & Stoerig P. The neurobiology of Hindsight. *Trends in Neuroscience,* 1991, *14,* 140–145.

Craig A. D., Reinman E. M., Evans A., & Bushnell M. C. Functional imaging of an illusion of pain. *Nature,* 1996, *384,* 258–260.

Craik F.I. M., & Hay J. F. Aging and judgments of duration: Effects of task complexity and method of estimation. *Perception & Psychophysics,* 1999, *61,* 549–560.

Crassini B., Brown B., & Bowman K. Age-related changes in contrast sensitivity in central and peripheral retina. *Perception,* 1988, *17,* 315–332.

Crawford M. L., Smith E. L., Harwerth R. S., & von Noorden G. K. Stereoblind monkeys have few binocular neurons. *Investigative Ophthalmology and Visual Science,* 1984, *25,* 779–781.

Cremieux J., Orban G. A., & Duysens J. Responses of cat visual cortical cells to continuously and stroboscopically illuminated moving light slits compared. *Vision Research,* 1984, *24,* 449–457.

Crescitelli F., & Pollack J. D. Color vision in the antelope ground squirrel. *Science,* 1965, *150,* 1336–1338.

Crick F. *The astonishing hypothesis.* New York: Charles Scribner, 1994.

Crook C. K. Taste perception in the newborn infant. *Infant Behavior and Development,* 1978, *1,* 52–69.

Crouch J. E., & McClintic J. R. *Human anatomy and physiology.* New York: John Wiley, 1971.

Cruickshanks K. J., Klein R., Klein B. E.K., Wiley K. L., Nondahl D. M., & Tweed T. S. Cigarette smoking and hearing loss. *Journal of the American Medical Association,* 1998, *279,* 1715–1719.

Cruickshanks K. J., Wiley T. L., Tweed T. S., Klein B. E. K., Klein R., Mares-Perlman J. A., & Nondahl D. M. Prevalence of hearing loss in older adults in Beaver Dam, Wisconsin: The epidemiology of hearing loss study. *American Journal of Epidemiology,* 1998, *148,* 879–885.

Cruz A., & Green B. G. Thermal stimulation of taste. *Nature,* 2000, *403,* 889–892.

Curry F. K. A comparison of left-handed and right-handed subjects on verbal and nonverbal dichotic listening tasks. *Cortex,* 1967, *3,* 343–352.

Curtin B. J. Myopia: A review of its etiology pathogenesis and treatment. *Survey of Ophthalmology,* 1970, *15,* 1–17.

Cutietta R. A., & Haggerty K. J. A comparative study of color association with music at various age levels. *Journal of Research in Music Education,* 1987, *35,* 78–91.

Cutler W. B., Preti G., Krieger A., Huggins G. R., Garcia C. R., & Lawley H. J. Human axillary secretions influence women's menstrual cycles: The role of donor extract from men. *Hormones and Behavior,* 1986, *20,* 463–473.

Cutting J. E. Generation of synthetic male and female walkers through manipulation of a biomechanical invariant. *Perception,* 1978, *7,* 393–405.

Cutting J. E. Wayfinding from multiple sources of local information in retinal flow. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance,* 1996, *22,* 1299–1313.

Cutting J. E., & Kozlowski L. T. Recognizing friends by their walk: Gait perception without familiarity cues. *Bulletin of the Psychonomic Society,* 1977, *9,* 353–356.

Cutting J. E., & Proffitt D. R. Gait perception as an example of how we may perceive events. In R. Walk & H. Pick (Eds.), *Intersensory perception and sensory integration.* New York: Plenum Press, 1981.

Cutting J. E., Proffitt D. R., & Kozlowski L. T. A biome-chanical invariant for gait perception. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance,* 1978, *4,* 357–372.

Czeisler C. A., Duffy J. F., Shanahan T. L., et al. Stability, precision, and near-24-hour period of the human circa-dian pacemaker. *Science,* 1999, *284,* 2177–2181.

Czeisler C. A., Shanahan T. L., Klerman E. B., Martens H., Brotman D. J., & Desimone R. Face-selective cells in the temporal cortex of monkeys. *Journal of Cognitive Neuroscience,* 1991, *3,* 1–8.

Czeisler C. A., Shanahan T. L., Klerman E. B., Martens H., Brotman D. J., Emens J. S., Klein T., & Rizzo J. F. Suppression of melatonin secretion in some blind patients by exposure to bright light. *The New England Journal of Medicine*, 1995, *332*, 6–11.

Dacey D. M., Lee B. B., Stafford D. K., Pokorny J., & Smith V. V. Horizontal cells of the primate retina: Cone specificity without spectral opponency. *Science*, 1996, *271*, 656–659.

Dai H., & Green D. M. Discrimination of spectral shape as a function of stimulus duration. *Journal of the Acoustical Society of America*, 1993, *93*, 957–965.

Dallenbach K. M. The temperature spots and end-organs. *American Journal of Psychology*, 1927, *39*, 402–427.

Dallenbach K. M. A puzzle-picture with a new principle of concealment. *American Journal of Psychology*, 1951, *64*, 431–433.

Dallenbach K. M. Pain: History and present status. *American Journal of Psychology*, 1939, *52*, 331–347.

Dallos P. The active cochlea. *Journal of Neuroscience*, 1992, *12*, 4575–4585.

Dalrymple-Alford E. C. Associative facilitation and interference in the Stroop color-word task. *Perception & Psy-cbophysics*, 1972, *11*, 274–276.

Dalton P., & Wysocki C. J. The nature and duration of adaptation following long-term odor exposure. *Perception & Psychopbysics*, 1996, *58*, 781–792.

Damasio A. R. Prosopagnosia. *Trends in Neuroscience*, 1985, *8*, 132–135.

Damasio A. R., Damasio H., & Van Hoesen G. W, Prosopagnosia: Anatomic basis and behavioral mechanisms. *Neurology*, 1982, *32*, 331–341.

D'Angiulli A., Kennedy J. M., & Heller M. A. Blind children recognizing tactile pictures respond like sighted children given guidance in exploration. *Scandinavian Journal of Psychology*, 1998, *39*, 187–190.

Daniels V., & Gordon I. E. Occlusion and the distortion of alignment in three-dimensional space. *Perception*, 1993, *22*, 1037–1044.

Darian-Smith I., Sugitan M., Heywood J., Darita K., & Goodwin A. Touching textured surfaces: Cells in somatosensory cortex respond both to finger movement and to surface features. *Science*, 1982, *218*, 906–909.

Darwin C. *The descent of man and selection in relation to sex*. 1871. New York: Modem Library Edition, 1948.

Daunton N., & Thomsen D. Visual modulation of otolith-dependent units in cat vestibular nuclei. *Experimental Brain Research*, 1979, *37*, 173–176.

Davis A. C. The prevalence of hearing impairment and reported hearing disability among adults in Great Britain. *International Journal of Epidemiology*, 1989, *18*, 911–917.

Davis H. *Hearing and deafness: a guide for laymen*. New York: Murray Hill, 1947.

Davis H., & Silverman S. R. *Hearing and deafness* (4th ed.). New York: Holt, Rinehart and Winston, 1978.

Davis J. M., Schiffman H. R., & Greist-Bousquet S. Semantic context and figure-ground organization. *Psychological Research*, 1990, *52*, 306–309.

Davis J. M., & Rovee-Collier C. Alleviated forgetting of a learned contingency in 8-week-old infants. *Developmental Psychology*, 1983, *19*, 353–365.

Daw N. W. Goldfish retina; Organization for simultaneous color contrast. *Science*, 1967, *158*, 942–944.

Day R. H. Visual spatial illusions: A general explanation. *Science,* 1972, *775,* 1335–1340.
Day R. H. Induced rotation with concentric patterns. *Perception & Psychopbysics,* 1981, *29,* 493–499.
Day R. H., & McKenzie B. E. Infant perception of the invariant size of approaching and receding objects. *Developmental Psychology,* 1981, *54,* 172–177.
Dear S. P., Simmons J. A., & Fritz J. A possible neuronal basis for representation of acoustic scenes in auditory cortex of the big brown rat. *Nature,* 1993, *364,* 620–623.
DeCasper A. J., & Fifer W. P. Of human bonding: New-borns prefer their mother's voices. *Science,* 1980, *208,* 1174–1176.
DeCasper A. J., & Spence M. J. Prenatal maternal speech influences newborn's perception of speech sounds. *Infant Behavior and Development,* 1986, *9,* 133–150.
Deems R. O., Friedman M. I., Friedman L. S., & Maddrey W. C. Clinical manifestations of olfactory and gustatory disorders associated with hepatic and renal disease. In T. V. Getchell R. L. Doty L. M. Bartoshuk, &J. B. Snow, Jr. (Eds.), *Smell and taste in health and disease.* New York: Raven Press, 1991.
Dehaene S., Naccache L., Le Clec'H., Koechlin E., Mueller M., Dehaene-Lambertz, van de Moortele P. F., & Le Bihan D. Imaging unconscious semantic priming. *Nature,* 1998, *395,* 597–600.
Deliege I. Grouping conditions in listening to music: An approach to Lerdahl & Jackendoffs grouping preference rules. *Music Perception,* 1987, *4,* 325–359.
Delk J. L., & Fillenbaum S. Difference in perceived color as a function of characteristic color. *American Journal of Psychology,* 1965, *78,* 290–293.
DeLong A. J. Phenomenological space-time: Toward an experimental relativity. *Science,* 1981, *213,* 681–683.
DeLucia P., & Hochberg J. Geometrical illusions in solid objects under ordinary viewing conditions. *Perception & Psychophysics,* 1991, *50,* 447–554.
Dember W. N., Jenkins J. J., & Teyler T. J. *General psychology* (2nd ed.). Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum, 1984.
Denes P. B., & Pinson E. N. *The speech chain: The physics and biology of spoken language.* Garden City, NY: Anchor Books/ Doubleday, 1973.
Denton D. A. *The hunger for salt.* New York: Springer-Verlag, 1982.
Denton D. The most-craved crystal. *The Sciences,* 1986, *26,* 29–34.
Desimone R. Face-selective cells in the temporal cortex of monkeys. Journal of Cognitive Neuroscience, 1991, *3,* 1–8.
Desimone R., Albright T. D., Gross C. G., & Bruce C. Stimulus-selective properties of inferior temporal neurons in the macaque. *Journal of Neuroscience,* 1984, *4,* 2051–2062.
Desor J. A., & Beauchamp G. K. The human capacity to transmit olfactory information. *Perception & Psychophysics,* 1974, *16,* 551–556.
Desor J. A., Mailer 0., & Turner R. E. Taste acceptance of sugars by human infants. *Journal of Comparative and Physiological Psychology,* 1973, *84,* 496–501.
Dethier V. G. The taste of salt. *American Scientist,* 1977, *65,* 744–751.
Deutsch D. The psychology of music. In E. C. Carterette & M. P. Friedman (Eds.), *Handbook of perception.* Volume X: *Perceptual ecology.* New York: Academic Press, 1978.

Deutsch D. Grouping mechanisms in music. In D. Deutsch (Ed.), *The psychology of music.* New York: Academic Press, 1982.
Deutsch D. Auditory pattern recognition. In K. R. Boff L. Kaufman, & J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance. Volume II: Cognitive processes and performance.* New York: Wiley, 1986.
Deutsch D., Henson T., Dolson M. Perfect pitch and tonal language. Paper delivered at annual meeting of *The Acoustical Society of America.* November 4, 1999.
DeValois R. L., Abramov I., & Jacobs G. H. Analysis of response patterns of LGN cells. *Journal of the Optical Society of America,* 1966, *56,* 966–977.
DeValois R. L., & Jacobs G. H. Neural mechanisms of color vision. In J. M. Brookhart & V. B. Mountcastle (Eds.), *Handbook of physiology. The nervous system III.* Bethesda, MD: American Physiological Society, 1984.
Dichgans J., & Brandt T. Visual-vestibular interaction: Effects on self-motion perception and postural control. In R. Held H. W. Leibowitz, & H.-L. Teuber (Eds.), *Handbook of sensory physiology, Volume VIII: Perception.* New York: Springer-Verlag, 1978.
Dickens C. *A Christmas carol.* Originally published 1843; Gadshill edition, London: Chapman and Hall, Ltd., 1897.
Dixon F. *Subliminal perception: The nature of a controversy,* New York: McGraw-Hill, 1971.
Dobbins A. C., Jeo R. M., Fiser J., & Allman J. M. Distance modulation of neural activity in the visual cortex. *Science,* 1998, *281,* 552–556.
Dobson V., & Teller D. Y. Visual acuity in human infants: A review and comparison of behavioral and electrophys-ical studies. *Vision Research,* 1978, *18,* 1469–1483.
Dodd B. The role of vision in the perception of speech. *Perception,* 1977, *6,* 31–40.
Dodd J., & Castellucci V. F. Smell and taste: The chemical senses. In E. R. Kandel, J. H. Schwartz, & T. M. Jessell (Eds.), *Principles of neural science* (3rd ed.). New York: Elsevier, 1991.
Doty R. L. Olfactory system. In T. V. Getchell R. L. Doty L. M. Bartoshuk, &J. B. Snow, Jr. (Eds), *Smell and taste in health and disease.* New York: Raven Press, 1991.
Doty R. L., Bartoshuk L. M., & Snow J. B., Jr. Causes of olfactory and gustatory disorders. In T. V. Getchell, R. L. Doty, R. L. Bartoshuk, &J. B. Snow Jr. (Eds.), *Smell and taste in health and disease.* New York: Raven Press, 1991.
Doty R. L., Brugger W. E., Jurs P. C., Orndorff M. A., Snyder P. J., & Lowry L. D. Intranasal trigeminal stimulation from odorous volatiles: Psychometric responses from anosmic and normal humans. *Physiology and Behavior,* 1978, *20,* 175–187.
Doty R. L., Green P. A., Ram C., & Yankell S. L. Communication of gender from human breath odors: Relationship to perceived intensity and pleasantness. *Hormones and Behavior,* 1982, *16,* 13–22.
Doty R. L., Shaman P., Applebaum S. L., Gilberson R., Sikorski L., & Rosenberg L. Smell identification ability: Changes with age. *Science,* 1984, *226,* 1441–1442.
Doty R. L., Snyder P. J., Huggins G. R., & Lowry L. D. Endocrine, cardiovascular, and psychological correlates of olfactory sensitivity changes during the human menstrual cycle. *Journal of Comparative and Physiological Psychology,* 1981, *95,* 45–60.
Dowling J. E. Night blindness. *Scientific American,* 1966, *215,* 78–84.
Dowling J. E., & Wald G. The biological function of vitamin A acid. *Proceedings of the National Society of Sciences,* 1960, *46,* 587–616.

Dowling W. J. The perception of interleaved melodies. *Cognitive Psychology,* 1973, *5,* 322–337.

Dowling W. J. Scale and contour: Two components of a theory of memory for melodies. *Psychological Review,* 1978, *85,* 341–354.

Dowling W. J., & Harwood D. L. *Music cognition.* Orlando, FL: Academic Press, 1986.

Dravnieks A. Odor quality: Semantically generated multidimensional profiles are stable. *Science,* 1982, *218,* 799–801.

Drewnowski A. Why do we like *fat? Journal of the American Dietetic Association,* 1997, *97,* 58–62.

Drewnowski A., Henderson S. A., & Shore A. B. Taste responses to naringin, a flavonoid, and the acceptance of grapefruit juice are related to genetic sensitivity to 6-w-propylthiouracil. *The American Society for Clinical Nutrition,* 1997, *66,* 391–397.

Duke-Elder S. *System of ophthalmology. Volume I: The eye in evolution.* St. Louis: C. V. Mosby, 1958.

Dumais S. T., & Bradley D. R. The effects of illumination level and retinal size on the apparent strength of subjective contours. *Perception & Psychophysics,* 1976, *19,* 339–345.

Dumbacher J. P., Beehler B. M., Spande T. F., Garraffo H. M., & Daly J. W. Homobatrachotoxin in the genus *Pitohui:* Chemical defense in birds. *Science,* 1992, *258,* 799–801.

Duncan J. Two techniques for investigating perception without awareness. *Perception & Psychophysics,* 1985, *38,* 296–298.

Duncker K. Uber induzierte Bewegung. *Psychologisch Forschung,* 1929, *12,* 180–259. [Translated as «Induced motion,» in W. D. Ellis (Ed.), *A source book of Gestalt psychology.* London: Paul, Trench & Trubner, 1938.]

Duncker K. The influence of past experience upon perceptual properties. *American Journal of Psychology,* 1939, *52,* 255–265.

Dunlap J. C. A new slice on an old problem. *Nature Neu-roscience,* 2000, *3,* 305–306.

Dunkeld J., & Bower T.G.R. Infant response to impending optical collision. *Perception,* 1980, *9,* 549–554.

Dupont P., Orban G. A., De-Bruyn B., & Verbruggen A. Many areas in the human brain respond to visual *motion. Journal of Neurophysiology,* 1994, *72,* 1420–1424.

Drewnowski A., Henderson S. A., & Shore A. Taste responses to narigin, a flavonoid, and the acceptance of grapefruit juice are related to genetic sensitivity to *6-n*-propylthiouracil. *American Journal of Clinical Nutrition,* 1997, *66,* 391–397.

Dzendolet E., & Meiselman H. L. Gustatory quality changes as a function of solution concentration. *Perception & Psychophysics,* 1967, *2,* 29–33.

Edminster J. A., & Vickers Z. M. Instrumental acoustic measures of crispness in foods. *Journal of Texture Studies,* 1985, *16,* 153–167.

Edwards G. *'Scuse me while I kiss this guy (and other misheard lyrics).* New York: Simon & Schuster, 1995.

Eggers H. M., &: Blakemore C. Physiological basis of ani-sometropic amblyopia. *Science,* 1978, *201,* 264–266.

Ehrenstein W. Concerning variations on L. Hermann's brightness observations. *Zeitschrift fur Psychologie,* 1941, *150,* 83–91.

Eich J. E. The cue dependent nature of state-dependent retrieval. *Memory and Cognition,* 1980, *8,* 157–173.
Eimas P. D., & Corbit,J. D. Selective adaptation of linguistic feature detectors. *Cognitive Psychology,* 1973, *4,* 99–109.
Elbert T., & Keil A. Imagining in the fourth dimension. *Nature,* 2000, *404,* 29–31.
Emde (von der) G., Schwarz S., Gomez L., Budelli R., & Grant K. Electric fish measure distance in the dark. *Nature,* 1998, *395,* 890–894.
Emerson P. L., & Pesta B. J. A generalized visual latency explanation of the Pulfrich phenomenon. *Perception & Psycbophysics,* 1992, *51,* 319–327.
Emmerton J. Vision. In M. Abs., (ed.), *Physiology and behavior of the pigeon.* New York: Academic Press, 1983.
Engel S., Zhang X., & Wandell,B. Colour tuning in human visual cortex measured with functional magnetic resonance imaging. *Nature,* 1997, *388,* 68–71.
Engen T. Remembering odors and their names. *American Scientist,* 1987, *75,* 497–503.
Engen T. *Odor sensation and memory.* New York: Praeger, 1991.
Engen T., Gilmore M. M., & Mair R. G. Odor memory. In T. V. Getchell, R. L. Doty, L. M. Bartoshuk, & J. B. Snow, Jr. (Eds.), *Smell and taste in health and disease.* New York: Raven Press, 1991.
Engen T., & Ross B. M. Long-term memory of odors with and without verbal descriptions. *Journal of Experimental Psychology,* 1973, *100,* 221–227.
Enns J. T., & Girgus J. S. Perceptual grouping and spatial distortion: A developmental study. *Developmental Psychology,* 1985, *21,* 241–246.
Enns J. T., & Prinzmetal W. The role of redundancy in the object-line effect. *Perception & Psycbophysics,* 1984, *35,* 22–32.
Enright J. T. Stereopsis, visual latency, and three-dimensional moving pictures. *American Scientist,* 1970, *58,* 536–545.
Epelboim J., Booth J. R., & Steinman R. M. Reading un-spaced text: Implications for theories of reading eye movements. *Vision Research,* 1994, *34,* 1735–1766.
Epstein W. The influence of assumed size on apparent distance. *American Journal of Psychology,* 1963, *76,* 257–265.
Epstein W. *Varieties of perceptual learning.* New York: McGraw-Hill, 1967.
Erdelyi, M. A new look at the new look: Perceptual defense and vigilance. *Psychological Review,* 1974, *81,* 1–25.
Erickson R. P. Sensory neural patterns and gustation. In Y. Zotterman (Ed.), *Olfaction and taste.* New York: Pergamon Press, 1963.
Erickson R. P. Definitions: A matter of taste. In D. W. Pfaff (Ed.), *Taste, olfaction, and the central nervous system.* New York: Rockefeller University Press, 1984.
Eriksen C. W., & Collins J. F. Some temporal characteristics of visual pattern recognition. *Journal of Experimental Psychology,* 1967, *74,* 476–484.
Escher M. C. *The graphic work ofM. C. Escher.* New York: Ballantine, 1971.
Evans D. W., & Ginsburg A. P. Predicting age-related differences in discriminating road signs using contrast sensitivity. *Journal of the Optical Society of America,* 1982, *72,* 1785–1786.
Evans G. W., Bullinger M., & Hygge S. Chronic noise exposure and physiological response: A prospective study of children living under environmental stress. *Psychological Science,* 1998, *9,* 75–77.

Ewert P. H. A study of the effect of inverted retinal stimulations upon spatially coordinated behavior. *Genetic Psychology Monographs,* 1930, *7,* 177–363.
Fagan J. F. Infant's recognition of invariant features of faces. *Child Development,* 1976, *47,* 627–638.
Fanselow M. S. Naloxone attenuates rat's preference for signaled shock. *Physiological Psychology,* 1979, *7,* 70–74.
Fanselow M. S. Odors released by stressed rats produce opioid analgesia in unstressed rats. *Behavioral Neuro-science,* 1985, *99,* 589–592.
Fantz R. L. The origin of form perception. *Scientific American,* 1961, *204,* 66–72.
Fantz R. L. Pattern vision in newborn infants. *Science,* 1963, *140,* 296–297.
Fantz R. L. Ontogeny of perception. In A. M. Schrier H. F. Harlow, & F. Stollnitz (Eds.), *Behavior of nonhuman primate,* Volume II. New York; Academic Press, 1965. (a)
Fantz R. L. Visual perception from birth as shown by pattern selectivity. *Annals of the New York Academy of Sciences,* 1965, *118,* 793–814(b).
Fantz R. L. Pattern discrimination and selective attention. In A. H. Kidd & J. L. Rivoire (Eds.), *Perceptual development in children.* New York: International Universities Press, 1966.
Fantz R. L., & Miranda S. B. Newbom infant attention to form of contour. *Child Development,* 1975, *46,* 224–228.
Farah M. J. Visual Agnosia: *Disorders of Object Recognition and What They Tell Us About Normal Vision.* Cambridge, MA: MIT Press, 1990.
Farah M. J. Is face recognition "special"? Evidence from neuropsychology. *Behavioural Brain Research,* 1996, *76,* 181–189.
Farah M. J., Humphreys G. W., & Rodman H. R. Object and face recognition. Chapter 52 in *Behavioral and Cognitive Neuroscience (VII).* New York: Academic Press, 1999.
Farah M. J., Tanaka J. R., & Drain H. M. What causes the face inversion effect? *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance,* 1995, *21,* 628–634.
Farah M. J., Wilson K. D., Drain M., & Tanaka J. N. What is «special» about face perception? *Psychological Review,* 1998, *105,* 482–498.
Farmer L. W., & Smith D. L. Adaptive technology. In B. B. Blasch W. R. Wiener, & R. L. Welsch (Eds.), *Foundations of orientation and mobility* (2nd ed.). New York: AFB (American Foundation for the Blind) Press, 1997.
Fay R. R. Auditory frequency discrimination in the goldfish *(Carrassius auratus). Journal of Comparative and Physiological Psychology,* 1970, *73,* 175–180.
Fendrich R., Wessinger C. M., & Gazzaniga M. S. Residual vision in a scotoma: Implications for blindsight. *Science,* 1992, *258,* 1489–1491.
Ferguson R. P., &: Martin P. Long-term temporal estimation in humans. *Perception & Psycbopbysics,* 1983, *33,* 585–592.
Festinger L., Allyn M. R., & White C. W. The perception of color with achromatic stimulation. *Vision Research,* 1971, *11,* 591–612.
Fillenbaum S., Schiffman H. R., & Butcher J. Perception of off-size versions of a familiar object under conditions of rich information. *Journal of Experimental Psychology,* 1965, *69,* 298–303.
Fineman M. B. *The inquisitive eye.* New York: Oxford University Press, 1981.
Finkelstein J. A., & Schiffman S. S. Workshop on taste and smell in the elderly: An overview. *Physiology & Behavior,* 1999, *66,* 173–176.

Fiser J., Subramaniam S., Biederman I. The effect of changing size and spatial-frequency content of grayscale object images in RSVP identification. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 1996, *37*, 850–860.

Fiser J., Subramaniam S., & Biederman I. The effect of changing size and spatial-frequency content of grayscale object images in RSVP identification. Investigative *Ophthalmology & Visual Science*, 1996, *37*, 850–860.

Fisher G. H. Towards a new explanation for the geometrical illusions: II Apparent depth or contour proximity. *British Journal of Psychology*, 1973, *64*, 607–621.

Fisher R. The biological fabric of time. In Interdisciplinary perspectives of time. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1967, *138*, 451–465.

Fitzpatrick V., Pasnak R., & Tyier Z. E. The effect of familiar size at familiar distance. *Perception*, 1982, *11*, 85–91.

Flaherty C. F. Incentive contrast: A review of behavioral changes following shifts in reward. *Animal Learning & Behavior*, 1982, *19*, 409–440.

Flaherty C. F., & Grigson P. S. From contrast to reinforcement: Role of response contingency in anticipatory contrast. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 1988, *14*, 165–176.

Fletcher H., & Munson W. A. Loudness, its definition, measurement, and calculation. *Journal of the Acoustical Society of America*, 1933, *5*, 82–108.

Fogarty C., & Stern J. A. Eye movements and blinks: Their relationship to higher cognitive processes. *International Journal of Psychophysiology*, 1989, *8*, 35–42.

Foley J. P. An experimental investigation of the effect of prolonged inversion of the visual field in the rhesus monkey *(Macaca mulatto)*. *Journal of Genetic Psychology*, 1940, *56*, 21–51.

Fortin C., Rousseau R., Bourque P., & Kirouac E. Time estimation and concurrent nontemporal processing: Specific interference from short-term memory demands. *Perception & Psychophysics*, 1993, *53*, 536–548.

Foster P. M., & Govier E. Discrimination without awareness? *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 1978, *30*, 289–295.

Foulke E. Braille. In M. A. Heller & W. Schiff (Eds.), *The psychology of touch* Cpp. 219–233). Hillsdale, Nj: Lawrence Edbaum, 1991.

Foulke E., & Beria E. P. Visual impairment and the development of perceptual ability. In R. D. Walk & H. L. Pick, Jr. (Eds.), *Perception and. experience*. New York: Plenum, 1978.

Fowler C. A., Wolford G., Slade R., & Tassinary L. Lexical access with and without awareness. *Journal of Experimental Psychology: General*, 1981, *110*, 341–362.

Fox R., Aslin R. N., Shea S. L., & Dumais S. T. Stereopsis in human infants. *Science*, 1980, *207*, 323–324.

Fox R., & Blake R. R. *Stereopsis in the cat*. Paper presented at the tenth meeting of the *Psycbonomic Society*, San Antonio, Tex., November 1970.

Fox R., Lehmkuhle S. W., & Bush R. C. Stereopsis in the falcon. *Science*, 1977, *197*, 79–81.

Fox R., Lehmkuhle S. W., & Westendorf D. H. Falcon visual acuity. *Science*, 1976, *192*, 263–265.

Fox R., & McDaniel C. The perception of biological motion by human infants. *Science*, 1982, *218*, 486–487.

Fraisse P. *The psychology of time*. New York: Harper & Row, 1963.

Fraisse P. Perception and the estimation of time. *Annual Review of Psychology*, 1984, *35*, 1–36.

Frank M. An analysis of hamster afferent taste nerve response function. *Journal of General Physiology*, 1973, *61*, 588–618.

Frank M. The distinctiveness of responses to sweet in the *Chorda tympani* nerve. In J. W. Weiffenbach (Ed.), *Taste and development*. Bethesda, MD: U.S. Department of Health, Education, and Welfare, Public Health Service, 1977. DHEW Publication No. (NIH) 77–1068.

Frank R. A. Tepid tastes. *Nature*, 2000, *403*, 837–839.

Frankenhauser M. *Estimation of time*. Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1959.

Freedman D. H. In the realm of the chemical. *Discover*, June 1993, 69–76.

Freedman S. J., & Fisher H. G. The role of the pinna in auditory localization. In S. J. Freedman (Ed.), *The neuropsychology of spatially oriented behavior*. Homewood, IL: Dorsey, 1968.

Freeman R. D., & Bonds A. B. Cortical plasticity in monocularly deprived immobilized kittens depends on eye movement. *Science*, 1979, *206*, 1093–1095.

Freeman R., Mallach R., & Hartley S. Responsivity of normal kitten striate cortex deteriorates after brief binocular *deprivation. Journal of Neurophysiology*, 1981, *45*, 1074–1082.

Freeman R. D., Mitchell D. E., & Millodot M. A neural effect of partial visual deprivation in humans. *Science*, 1972, *175*, 1384–1386.

Freeman R. D., & Thibos L. N. Electrophysiological evidence that abnormal early visual experience can modify the human brain. *Science*, 1973, *180*, 876–878.

French N. R., & Steinberg J. C. Factors governing the intelligibility of speech-sounds. *Journal of the Acoustical Society of America*, 1947, *19*, 90–119.

Friederici A. D., &Wessels J. M. I. Phonotactic knowledge of word boundaries and its use in infant speech perception. *Perception & Psychophysics*, 1993, *54*, 287–295.

Frisby J. P. *Seeing*. New York: Oxford University Press, 1980.

Frisby J. P., & Clatworthy J. L. Illusory contours: Curious cases of simultaneous brightness contrast? *Perception*, 1975, *4*, 349–357.

Frome F. S., Piantanida T. P., & Kelly D. H. Psychophysi-cal evidence for more than two kinds of cone in dichromatic color blindness. *Science*, 1982, *275*, 417–419.

Frost B. J., & Nakayama K. Single visual neurons code opposing motion independent of direction. *Science*, 1983, *220*, 744–745.

Fujita K., Blough D. S., & Blough P. M. Pigeons see the Ponzo illusion. *Animal Learning & Behavior*, 1991, *19*, 283–293.

Fujita K., Blough D. S., & Blough P. M. Effects of the inclination of context lines on perception of the Ponzo illusion by pigeons. *Animal Learning & Behavior*, 1993, *21*, 29–34.

Galambos R., & Davis H. The response of single auditory-nerve fibers to acoustic stimulation, *Journal of Neurophysiology*, 1943, *6*, 39–57.

Galanter E. Contemporary psychophysics. In R. Brown E. Galanter E. H. Hess, & G. Mandler (Eds.), *New directions in psychology*. New York: Holt, Rinehart and Winston, 1962.

Galanter E. *Textbook of elementary psychology.* San Francisco: Holden-Day, 1966.
Galluscio E. *Biological psychology.* New York: Macmillan, 1990.
Galvin S. J., O'Shea R. P., Squire A. M., Donovan G. G. Sharpness overconstancy in peripheral vision. *Vision Research,* 1997, *37,* 2035–2039.
Gambert S. R., Garthwaite T. L., Pontzer C. H., & Hagen T. C. Fasting associated with decrease in hypothalamic β-endorphin. *Science,* 1980, *270,* 1271–1272.
Gandelman R. *The psychobiology of behavioral development.* New York: Oxford, 1992.
Gandelman R., Zarrow M. X., Denenberg V. H., & Myers M. Olfactory bulb removal eliminates maternal behavior in the mouse. *Science,* 1971, *777,* 210–211.
Garcia J., Hankins W. G., & Rusiniak K. W. Behavioral regulation of the milieu interne in man and rat. *Science,* 1974, *185,* 824–831.
Gardner E. *Fundmentals of neurology.* Philadelphia: W. B. Saunders, 1947.
Gardner E. P., & Palmer C. I. Stimulation of motion on the skin: III. Mechanisms used by rapidly adapting cutaneous mechanoreceptors on the primate hand for spa-tiotemporal resolution and two-point discrimination. *Journal of Neuropbysiology,* 1990, *63,* 841–859.
Gardner M. B., & Gardner R. S. Problem of localization in the median plane: Effect of pinnae cavity occlusion. *Journal of the Acoustical Society of America,* 1973, *53,* 400–408.
Garrett M. P. Production of speech: Observations from normal and pathological language use. In A. W. Willis (Ed.), *Normality and pathology in cognitive functions.* New York: Academic Press, 1982.
Gegenfurtner K. The eyes have it! *Nature,* 1999, *398,* 291–292.
Gegenfurner K., Mayser H., & Sharpe L. T. Seeing movement in the dark. *Nature,* 1999, *398,* 475–476.
Geiger G., & Poggio T. The Muller-Lyer figure and the fly. *Science,* 1975, *190,* 479–480.
Geldard F. A. *The human senses* (2nd ed.). New York: John Wiley, 1972.
Gesteland R. C. Neurophysiology and psychology of smell. In E. C. Carterette & M. P. Friedman (Eds.), *Handbook of perception. Volume VI, A: Tasting and smelling.* New York: Academic Press, 1978.
Gesteland R. C., Lettvin J. Y., & Pitts W. H. Chemical transmission in the nose of the frog. *Journal of Physiology,* 1965, *181,* 525–559.
Gesteland R. C., Lettvin J. Y., Pitts W. H., & Rojas A. Odor specificities of the frog's olfactory receptors. In Y. Zotterman (Ed.), *Olfaction and taste.* New York: Pergamon, 1963.
Getchell T. V., Doty R. L., Bartoshuk L. M., & Snow J. B., Jr. *Smell and taste in health and disease.* New York: Raven Press, 1991.
Getchell T. V., & Getchell M. L. Peripheral mechanisms of olfaction: Biochemistry and neurophysiology. In T. E. Finger & W. L. Silver (Eds.), *Neurobiology of taste and smell.* New York: John Wiley, 1987.
Giampapa V. C. Personal communication, 1989.
Gibbons B. The intimate sense of smell. *National Geographic,* 1986, *170,* 324–361.
Gibson E. J. The development of perception as an adaptive process. *American Scientist,* 1970, *58,* 98–107.
Gibson E. J., & Walk R. D. The «Visual Cliff». *Scientific American,* 1960, *202,* 64–71.

Gibson J. J. Adaptation, after-effect, and contrast in the perception of curved lines. *Journal of Experimental Psychology,* 1933, *16,* 1–31.
Gibson J. J. *The perception of the visual world.* New York: Houghton Mifflin, 1950.
Gibson J. J. Observations on active touch. *Psychological Review,* 1962, *69,* 477–491.
Gibson J. J. *The senses considered as perceptual systems.* New York: Houghton Mifflin, 1966.
Gibson J. J. What gives rise to the perception of motion? *Psychological Review,* 1968, *75,* 335–346.
Gibson J. J. *The ecological approach to visual perception.* Boston: Houghton Mifflin, 1979.
Gibson J. J. & Bridgeman B. The visual perception of surface texture in photographs. *Psychological Research,* 1987, *49,* 1–5.
Gibson J. J., & Radner M. Adaptation, aftereffect and contrast in the perception of tilted lines. I. Quantitative studies. *Journal of Experimental Psychology,* 1937, *20,* 453–467.
Gibson J. J., & Waddell D. Homogeneous retinal stimulation and visual perception. *American Journal of Psychology,* 1952, *65,* 263–270.
Gilbert A. N., & Wysocki C. J. The smell survey results. *National Geographic,* 1987, *172,* 514–525.
Gilbert B. Once a malcontent, Ruby has taken up brush and palette. *Smithsonian,* 1990 (December), pp. 40–50.
Gilchrist A. L. Perceived lightness depends on perceived spatial arrangement. *Science,* 1977, *195,* 185–187.
Gilden D. L., MacDonald K. E., & Lasaga M. I. Masking with minimal contours: Selective inhibition with low spatial frequencies. *Perception & Psychophysics,* 1988, *44,* 127–132.
Gillam B. A depth processing theory of the Poggendorff illusion. *Perception & Psychophysics,* 1971, *10,* 211–216.
Gillam B. Geometrical illusions. *Scientific American,* 1980, *242,* 102–111.
Gilliland A. R., Hofeld J., & Eckstrand G. Studies in time perception. *Psychological Bulletin,* 1946, *43,* 162–176.
Ginsburg A. P. Spatial filtering and vision: Implications for normal and abnormal vision. In L. Proenza J. Enoch, & A. Jampolski (Eds.), *Clinical applications of psy-chophysics.* New York: Cambridge University Press, 1981.
Ginsburg A. P. Spatial filtering and visual form perception. In K. R. Boff L. Kaufman, &J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance. Volume II: Cognitive processes and performance.* New York: John Wiley, 1986.
Ginsburg A. P., Cannon M. W., Evans D. W., Owsley C., & Mulvaney P. Large sample norms for contrast sensitivity. *American Journal of Optometry and Physiological Optics,* 1984, *61,* 80–84.
Gintzler A. R. Endorphin-mediated increases in pain threshold during pregnancy. *Science,* 1980, *210,* 193–195.
Glaser E. M., & Haven M. Bandpass noise stimulation of the simulated basilar membrane. *Journal of the Acoustical Society of America,* 1972, *52,* 1131–1136.
Glass B. Foreword to M. P. Kare, & O. Haller (Eds.). *The chemical senses and nutrition.* Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press, 1967.

Godden D. R., & Baddeley A. D. Context-dependent memory in two natural environments: On land and underwater. *British Journal of Psychology*, 1975, *66*, 325–331.

Gogel W. C., & DaSilva J. A. Familiar size and the theory of off-sixed perceptions. *Perception & Psychophysics*, 1987, *41*, 318–328.

Gogel W. C., & Koslow M. The adjacency principle and induced movement. *Perception & Psychophysics*, 1972, *11*, 309–314.

Goldfoot D. A., Essock-Vitale S. M., Asa C. S., Thornton J. E., & Lechner A. I. Anosmia in male rhesus monkeys does not alter copulatory activity with cycling females. *Science*, 1978, *199*, 1095–1096,

Goldsmith T. H. Hummingbirds see near ultraviolet light. *Science*, 1980, 207, 786–788.

Goldstein A., & Hilgard E. R. Failure of opiate antagonist naloxone to modify hypnotic analgesia. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1975, *72*, 2041–2043.

Goldstone R. L. Effects of categorization on color perception. *Psychological Science*, 1995, *6*, 298–304.

Goldstone S., Boardman W. K., & Lhamon W. T. Effect of quinal barbitone, dextroamphetamine, and placebo on apparent time. *British Journal of Psychology*, 1958, *49*, 324–328.

Golledge R. G., Loomis J. M., & Klatzky R. L. *Auditory maps as alternative to tactual maps*. Paper presented at the 4th International Symposium on Maps and Graphics for the Visually Impaired, Sao Paulo, Brazil, February 20–26, 1994.

Golledge R. G., Loomis J. M., Klatzky R. L., Flury A., & Yang X. L. Designing a personal guidance system to aid navigation without sight: Progress on the GIS component. *International Journal of Geographical Information Systems*, 1991, *5*, 373–395.

Gomez L. M., & Robertson L. C. The filled-duration-illusion: The function of temporal and nontemporat set. *Perception & Psycbophysics*, 1979, *25*, 432–438.

Gonzalez-Cruzzi F. *The five senses*. San Diego: Harcourt Brace Jovanovich, 1989.

Good P. A sculpture is created with the blind in mind. *The New York Times*, October 23, 1988, p. 20 (New Jersey supplement).

Good P. R., Geary N., & Engen T. The effect of estrogen on odor detection. *Chemical Senses and Flavor*, 1976, *2*, 45–50.

Goode E. When people see a sound and hear a color. *The New York Times*, February 23, 1999, p. F3.

Goodwin M., Gooding K. M., & Regnier F. Sex pheromones in the dog. *Science*, 1979, *203*, 559–561.

Goolkasian P. Cyclic changes in pain perception: An ROC analysis. *Perception & Psycbophysics*, 1980, *27*, 499–504.

Gordon I. E. *Theories of visual perception*. Cichester, England: Wiley, 1989.

Gordon I. E., & Cooper C. Improving one's touch. *Nature*, 1975, *256*, 203–204.

Gorey E. *Gorey games*. San Francisco: Troubador Press, 1979.

Gould J. L., & Able K. P. Human homing: An elusive phenomenon. *Science*, 1981, *212*, 1061–1063.

Gould J. L., Kirschvink J. L., & Deffeyes K. S. Bees have magnetic remanence. *Science*, 1978, *201*, 1226–1228.

Gouras P. Color vision. In E. R. Kandel J. H. Schwartz, & T. M. Jessell (Eds.), *Principles of neural science* (3rd ed.). New York: Elsevier, 1981.

Graham C. A., & McGrew W. C. Menstrual synchrony in female undergraduates living on a coeducational campus. *Psycboneuroendocrinology,* 1980, *5,* 245–252.

Graham C. H., & Hsia Y. Luminosity curves for normal and dichromatic subjects including a case of unilateral color blindness. *Science,* 1954, *120,* 780.

Graham C. H., & Hsia Y. Color defect and color theory. *Science,* 1958, *127,* 675–682.

Graham N. Spatial-frequency channels in human vision: Detecting edges without edge detectors. In C. S. Harris (Ed.), *Visual coding and adaptability.* Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum, 1980.

Grammar K. Olfaction as an neglected signal system. Talk delivered at: *Human Behavior and Evolution Society,* Evanston, IL, June 1996.

Granrud C. E. Binocular vision and spatial perception in 4- and 5-month-old infants. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance,* 1986, *12,* 36–49.

Granrud C. E., & Yonas A. Infants' perceptions of pictori-ally specified interposition. *Journal of Experimental Child Psychology,* 1984, *37,* 500–511.

Granrud C. E., Yonas A., & Opiand E. A. Infants' sensitivity to the depth cue of shading. *Perception & Psy-chophysics,* 1985, *37,* 415–419.

Grant A. C., Thiagarajah M. C., & Sathian K. Tactile perception in blind Braille readers: A psychophysical study of acuity and hyperacuity using gratings and dot patterns. *Perception & Psycbophysics,* 2000, *62,* 30–312.

Grau J. W. Influence of naloxone on shock-induced freezing and analgesia. *Behavioral Neuroscience,* 1984, *98,* 278–292.

Gray C., & Singer W., Stimulus-specific neuronal oscillations in orientation column of cat visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 1989, *86,* 1698–1702.

Graybiel A., & Lackner J. R. Treatment of severe motion sickness with antimotion sickness drug injections. *Aviation, Space, and Environmental Medicine,* 1987, *58,* 773–776.

Green B. G. Localization of thermal sensation: An illusion and synthetic heat. *Perception & Psychophysics,* 1977, *22,* 331–337.

Green B. G. Tactile roughness and the «paper effect.» *Bulletin of the Psychonomic Society,* 1981, *18,* 155–158.

Green B. G. Capsaicin sensitization and desensitization on the tongue produced by brief exposures to a low concentration. *Neuroscience Letters,* 1989, *107,* 173–178.

Green B. G. Temporal characteristics of capsaicin sensitization and desensitization on the tongue. *Physiology and Behavior,* 1991, *49,* 501–505.

Green D. M. *An introduction to hearing.* Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum, 1976.

Green D. M., & Swets J. A. *Signal detection theory and psycbopbysics.* New York: John Wiley, 1966.

Green K. P., Kuhl P. K., Meltzoff A. N., & Stevens E. B. Integrating speech information across talkers, gender, and sensory modality: Female faces and male voices in the McGurk effect. *Perception & Psycbophysics,* 1991, *50,* 524–536.

Greene E. The comer Poggendorff, *Perception,* 1988, *17,* 65–70.

Greene E. Angular induction is modulated by the orientation of the test segment but not its length. *Perception & Psychophysics,* 1993, *54,* 640–648.

Greene E., & Fiser J. Classical illusion effects with non-classic stimuli: Angular induction from decomposing lines into point arrays. *Perception & Psychophysics,* 1994, *56,* 575–589.

Greene E., & Verloop M. Anomalous and luminance contours produce similar angular induction effects. *Perception,* 1994, *23,* 147–156.

Greene S. L., Plastoe E., & Braine L. G. Judging the location of features of naturalistic and geometric shapes. *Perception & Psychophysics,* 1985, 37, 148–154.

Greenman C. Ah! The sounds of (almost) silence. *The New York Times,* 1999, March 18, G-11.

Greenwald A. G., Draine S. C., & Abrams R. L. Three cognitive markers of unconscious semantic activation. *Science,* 1996, *273,* 1699–1702.

Gregersen P. K., Instant recognition: The genetics of pitch perception (Invited Editorial), *American Journal of Human Genetics,* 1998, *62,* 221–223.

Gregory R. L. Distortion of visual space as inappropriate constancy scaling. *Nature,* 1963, *199,* 678–680.

Gregory R. L. *Eye and brain.* New York: World University Library, 1966.

Gregory R. L. Visual illusions. *Scientific American,* 1968, *219,* 66–76.

Gregory R. L. *Eye and brain* (2nd ed.). New York: World University Library, 1973.

Gregory R. L. *Concepts and mechanisms of perception.* New York: Scribners, 1974.

Gregory R. L. *Eye and brain: The psychology of seeing* (3rd ed.). New York: World University Library, 1977.

Gregory R. L. *Eye and brain: The psychology of seeing* (4th ed.). New York: World University Library, 1990.

Gregory R. L., & Wallace J. G. Recovery from early blindness: A case study. *Experimental Psychology Society Monographs* (No. 2). Cambridge: Heffner, 1963.

Gregory R. L. Editorial. *Perception,* 1991, *20,* 1–4.

Greist-Bousquet S., & Schiffman H. R. The many illusions of the Muller-Lyer: Comparisons of the wings-in and wings-out illusion and manipulations of standard and dot forms. *Perception,* 1981, *10,* 147–154.

Greist-Bousquet S., & Schiffman H. R. Poggendorff and Muller-Lyer illusions: Common effects. *Perception,* 1985, *14,* 427–447.

Griffin D. R. *Listening in the dark.* New Haven, CT; Yale University Press, 1958.

Griffin D. R. *Echoes of bats and men.* Garden City, NY: Anchor Books/Doubleday, 1959.

Griffin D. R. Foreward to papers on magnetic sensitivity in birds. *AnimalLearning & Behavior,* 1987, *15,* 108–109.

Groh J. M. Predicting perception from population codes. *Nature Neuroscience,* 2000, *3,* 201–202.

Grondin S. Duration discrimination of empty and filled intervals marked by auditory and visual signals. *Perception & Psychophysics,* 1993, *54,* 383–394.

Grondin S., & Rousseau R. Judging the relative duration of multimodal short empty time intervals. *Perception & Psychophysics,* 1991, *49,* 245–256.

Grosof D. H., Shapley R. M., & Hawkins M. J. Macaque VI neurons can signal «illusory» contours. *Nature,* 1993, *365,* 550–552.

Gross C. G., Rocha-Miranda C. E., & Bender D. B. Visual properties of neurons in inferotemporal cortex of the macaque. *Journal of Neurophysiology,* 1972, *35,* 96–111.

Grossberg S., & Mingolla E. The role of illusory contours in visual segmentation. In S. Petry & G. E. Meyer (Eds.), *The perception of illusory contours.* New York: Springer-Verlag, 1987.

Grunau V. M.W., Wiggins S., & Reed M. The local character of perspective organization. *Perception & Psychophysics,* 1984, *35,* 319–324.

Grunwald H. *Twilight: Losing sight, gaining insight.* New York: Alfred A. Knopf, 1999.

Grzegorczyk P. B., Jones S. W., & Mistretta C. M. Age-related differences in salt taste acuity. *Journal of Gerontology,* 1979, *34,* 834–840.

Guilford J. P. *Psychometric methods.* New York: McGraw-Hill, 1954.

Guirao M., & Stevens S. S. The measurement of auditory density. *Journal of the Acoustical Society of America,* 1964, *36,* 1176–1182.

Guldin ,W. O., & Grusser O. J. Is there a vestibular cortex? *Trends in Neuroscience,* 1998, *21,* 254–259.

Gulick W. L. *Hearing: Physiology and psychopbysics.* New York: Oxford University Press, 1971.

Gulick W. L., Gescheider G. A., & Frisina R. D. *Hearing: Physiological acoustics, neural coding, and psycboa-coustics.* New York: Oxford University Press, 1989.

Gulick W. L., & Lawson R. B. *Human stereopsis: A psy-cbopbysical analysis.* New York: Oxford University Press, 1976.

Gurnsey R., Humphrey G. K., & Kapitan P. Parallel discrimination of subjective contours. *Perception & Psychophysics,* 1992, *52,* 263–276.

Gustavson C. F., & Garcia J. Aversive conditioning: Pulling a gag on the wily coyote. *Psychology Today,* 1974, *8,* 68–72.

Gwei-Djen L., & Needham J. A scientific basis for acupuncture. *The Sciences,* 1979, *19,* 6–10.

Gwiazda J., Bauer J., Thorn F., & Held R. Meridional am-biyopia *does* result from astigmatism in early childhood. *Clinical Vision Sciences,* 1986, *1,* 145–152.

Gwiazda J., Brill S., & Held R. New methods for testing infant vision. *The Sigbtsaving Review,* 1979, *49,* 61–69.

Gwiazda J., Brill S., Mohindra I., & Held R. Infant visual acuity and its meridional variation. *Vision Research,* 1978, *18,* 1557–1564.

Gwiazda J., Thorn F., & Bauer J. Myopic children show insufficient accommodative response to blur. *Investigative Ophthalmology & Visual Science,* 1993, *34,* 690–694.

Haarmeler T., Thier P., Repnow M., & Petersen D. False perception of motion in a patient who cannot compensate for eye movements. *Nature,* 1997, *389,* 849–852.

Haber R. N., & Hershenson M. Effects of repeated brief exposure on the growth of a percept. *Journal of Experimental Psychology,* 1965, *69,* 40–46.

Haber R. N., & Nathanson L. S. Post-retinal storage? Some further observations of Parks' camel as seen through the eye of a needle. *Perception & Psycbophysics,* 1968, *3,* 349–355.

Hafter E. R., Dye R. H. Jr., Wenzel E. M., Knecht K. The combination of interaural time and intensity in the laterl-ization of high-frequency complex signals. *Journal of the Acoustical Society of America,* 1990, *87,* 1702–1708.

Haith M. M. Visual competence in early infancy. In R. Held H. W. Leibowitz, & H.-L. Teuber (Eds.), *Handbook of sensory physiology, Volume VIII: Perception.* New York; Springer-Verlag, 1978.

Haith M. M. *Rules that babies look by.* Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum, 1980.

Haith M. M., Bergman T., & Moore M. J. Eye contact and face scanning in early infancy. *Science,* 1977, *198,* 853–855.

Hallett P. Eye movements. In K. R. Boff, L. Kaufman, & J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance. Volume I: Sensory process and perception.* New York: Wiley, 1986.

Halper F. The illusion of *The Future, Perception,* 1997, *26,* 1321–1322.

Hancock P. A. Body temperature influence on time perception. *Journal of General Psychology,* 1993, *120,* 197–215.

Hanson D. R., & Feam R. W. Hearing acuity in young people exposed to pop music and other noise. *Lancet,* Aug. 2, 1975, no. 7927, Vol. II, 203–205.

Harrison W. A., & Burns E. M. Effects of contralateral acoustic stimulation on spontaneous otoacoustic emissions. *Journal of the Acoustical Society of America,* 1993, *94,* 2649–2658.

Hardy J. D., Stolwijk J. A. J., & Hoffman D. Pain following step increase in skın temperature. Chapter 21. In D. R. Kenshalo (Ed.), *The skin senses.* Springfield, IL: Charles C. Thomas, 1968.

Hardy J. D., Wolff H. G., & Goodell H. *Pain sensations and reactions.* Baltimore, MD: Williams & Wilkins, 1952.

Harmon L. D. The recognition of faces. *Scientific American,* 1973, *229,* 70–82.

Harmon L. D., & Julesz B. Masking in visual recognition: Effects of two-dimensional filtered noise. *Science,* 1973, *180,* 1194–1197.

Harris C. R., & Christenfeld N. Humor, tickle, and the Darwin-Hecker hypotheseis. *Cognition and Emotion,* 1997, .U,103110.

Harris C. S. Perceptual adaptations to inverted, reversed and dısplaced vision. *Psychological Review,* 1965, *72,* 419–444.

Harris C. S. Insight or out of sight? Two examples of perceptual plasticity in the human adult. In C. S. Harris (Ed.), *Visual coding and adaptability.* Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum, 1980.

Harris J. D. *Pitch discrimination.* USN Bureau of Medicine and Surgery Research Report, Project NM 033 041.22.04, No. 205, June 20, 1952.

Harris M. G., & Humphries G. W. Computational theories of vision. In R. L. Gregory & A. M. Colman (Eds.), *Sensation and perception.* Essex, England: Longman Group Limited, 1995.

Hartmann W. M. & Johnson D. Stream segregation and peripheral channeling. *Music Perception,* 1991, *9,* 155–184.

Harwerth R. S., Smith III E. L., Duncan G. C., Crawford M. L. J., & von Noorden G. K. Multiple sensitive periods in the development of the primate visual system. *Science,* 1986, *232,* 235–238.

Hatfield G., & Epstein W. The status of minimum principle in the theoretical analysis of visual perception. *Psychological Bulletin,* 1985, *97,* 155–186.

Hauser M. D. *The evolution of communication,* Boston, MA: MIT Press, 1997.

Hauser M. D. *What animals really think.* New York: Henry Holt, 1999.

Hay J. C. Reafference learning in the presence of exaffer-ence. *Perception & Psychopbysics,* 1981, *30,* 277–282.

Hayes W. N., & Saiff E. I. Visual alarm reactions in turtles. *Animal Behavior,* 1967, *15,* 102–106.
Haynes H., White B. L., & Held R. Visual accommodation in human infants. *Science,* 1965, *148,* 528–530.
He J. J., & Ooi T. L. Illusory-contour formation affected by luminance contrast polarity. *Perception,* 1998, *27,* 313–335.
Hecht S., & Shiaer S. An adaptometer for measuring human dark adaptation. *Journal of the Optical Society of America,* 1938, *28,* 269–275.
Hecht S., Shiaer S., & Pirenne M. H. Energy at the threshold of vision. *Science,* 1941, *93,* 585.
Hecht S., Shiaer S., & Pirenne M. H. Energy, quanta, and vision. *Journal of General Physiology,* 1942, *25,* 819–840.
Heffner R., & Heffner H. Hearing in the elephant *(Elephas maximus). Science,* 1980, *208,* 518–520.
Heffner R. S., & Heffner H. E. Hearing in larger mammals: Horses (*equus caballus*) and cattle *(Bos taurus). Behavioral Neuroscience,* 1983a, *97,* 299–309(a).
Heffner R. S., & Heffner H. E. Hearing in large and small dogs: Absolute thresholds and size of the tympanic membrane. *Behavioral Neuroscience,* 1983b, *97,* 310–318.(b)
Heffner R. S., & Heffner H. E. Visual factors in sound localization in mammals. *Journal of Comparative Neurology,* 1992, *317,* 219–232.
Hein A. The development of visually guided behavior. In C. S. Harris (Ed.), *Visual coding and adaptability.* Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum, 1980.
Held R., & Bauer J. A. Visually guided reaching in infant monkeys after restricted rearing. *Science,* 1967, *155,* 718–720.
Hebb D. O. *The organization of behavior.* New York: John Wiley, 1949.
Held R., & Bossom J. Neonatal deprivation and adult rearrangement: Complementary techniques for analyzing plastic sensory-motor coordinations. *Journal of Comparative and Physiological Psychology,* 1961, *54,* 33–37.
Held R., & Gottlieb N. Techniques for studying adaptation to disarranged hand-eye coordination. *Perceptual and Motor Skills,* 1958, *8,* 83–86.
Held R., & Hein A. Adaptation of disarranged hand-eye coordination contingent upon reafferent stimulation. *Perceptual and Motor Skills,* 1958, *8,* 87–90.
Held R., & Hein A. Movement-produced stimulation in the development of visually guided behavior. *Journal of Comparative and Physiological Psychology,* 1963, *56,* 872–876.
Held R., & Schlank M. Adaptation to disarranged eye-hand coordination in the distance dimension. *American Journal of Psychology,* 1959, *72,* 603–605.
Heller M. A. Tactile retention: Reading with the skin. *Perception & Psycbophysics,* 1980, *27,* 125–130.
Heller M. A. Haptic dominance in form perception with blurred vision. *Perception,* 1983, *12,* 607–613.
Heller M. A. Tactile memory in sighted and blind observers: The influence of orientation and rate of presentation. *Perception,* 1989, *18,* 121–133.
Heller M. A. Haptic perception in blind people. In M. A. Heller & W. Schiff (Eds.), *The psychology of touch.* Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum, 1991.

Heller M. A., Calcaterra J. A., Tyier L. A., & Burson L. L. Production and interpretation of perspective drawings by blind and sighted people. *Perception,* 1996, *25,* 321–334.

Helmholtz H. von, *Handbook of physiological optics.* (Orig. 1850) Translated and reprinted New York: Dover Press, 1962.

Helson H. *Adaptation-level theory.* New York: Harper & Row, 1964.

Helson H., & King S. M. The tow-effect. An example of psychological relativity. *Journal of Experimental Psychology,* 1931, *14,* 202–218.

Henderson C. W., Bush J., & Stoffregen T. A. Visual perception of caught weight. In S. S. Valenti & J. P. Pit-tenger (Eds.), *Studies in perception and action II.* Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum, 1993.

Henkin R. I. Metallic taste. *Journal of the American Medical Association,* 1993, *270,* 1369–1370.

Henning G. J., Brouwer J. N., Van Der Wel H., & Francke A. Miraculin, the sweet-inducing principle from miracle fruit. In C. Pfaffmann (Ed.), *Olfaction and taste.* New York: Rockefeller University Press, 1969.

Hepler N. Color: A motion-contingent aftereffect. *Science,* 1968, *162,* 376–377.

Hering E. *Outlines of a theory of the light sense.* Cambridge, MA: Harvard University Press, 1964. (Translated from the original 1920 publication by L. M. Hurvich 8s. D. Jameson.)

Herman B. H., & Panksepp J. Ascending endorphin inhibition of distress vocalization. *Science,* 1981, *211,* 1060–1062.

Hershberger W. Attached-shadow orientation perceived as depth by chickens reared in an environment illuminated from below. *Journal of Comparative and Physiological Psychology,* 1970, *73,* 407–411.

Hershenson M. (Ed.). *The moon illusion.* Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum, 1989.

Herz R. S. Emotion experienced during encoding enhances odor retrieval cue effectiveness. *American Journal of Psychology.* 1997, *110,* 489–505.

Herz R. S. Are odors the best cues to memory? *Annals of the New York Academy of Sciences* (Olfaction and Taste XII), 1998, *855,* 670–674.

Herz R. S., & Cahill E. D. Differential use of sensory information in sexual behavior as a function of gender. *Human Nature,* 1997, *8,* 275–286.

Herz R. S., & Cupchik. G. C. An experimental characterization of odor-evoked memories in humans. *Chemical Senses,* 1992, *17,* 519–528.

Herz R. S., & Cupchik G. C. The emotional distinctiveness of odor-evoked memories. *Chemical Senses,* 1995, *20,* 517–528.

Herz R. S., & Engen T. Odor memory: Review and analysis. *Psychonomic Bulletin & Review,* 1996, *3,* 300–313.

Hess E. H. Attitude and pupil size. *Scientific American,* 1965, *212,* 46–54.

Hess E. H. *The tell-tale eye.* New York: Van Nostrand 1975(a).

Hess E. H. The role of pupil size in communication. *Scientific American,* 1975, *233,* 110–119. (b)

Hess E. H., & Polt J. M. Pupil size as related to interest value of visual stimuli. *Science,* I960, *132,* 349–350.

Hess E. H., & Polt J. M. Pupil size in relation to mental activity during simple problem-solving. *Science,* 1964, *140,* 1190–1192.

Hess E. H., & Polt J. M. Changes in pupil size as a measure of taste difference. *Perceptual and Motor Skills,* 1966, *23,* 451–455.
Hesser A. What's a nose to do? Nothing. *The New York Times,* May 10, 2000, p. Fl, F10.
Heydt, von der R., Adorjani C., Hanny P., & Baumgartner G. Disparity sensitivity and receptive field incongruity of units in the cat striate cortex. *Experimental Brain Research,* 1978, *31,* 523–545.
Heydt, von der R., & Peterhans E. Mechanisms of contour perception in monkey visual cortex: I. Lines of pattern discontinuity. *Journal of Neuroscience,* 1989a, *9,* 1731–1748. (a)
Heydt, von der R., & Peterhans E. Mechanisms of contour perception in monkey visual cortex: II. Contours bridging gaps. *Journal of Neuroscience,* 1989, *9,* 1749–1763. (b)
Heydt, von der. R., Peterhans E., & Baumgartner G. Illusory contours and cortical neuron responses. *Science,* 1984, *224,* 1260–1262.
Hill D. L. Development and plasticity of the gustatory system. In T. E. Finger & W. L. Silver (Eds.), *Neurobiology of taste and smell.* New York: John Wiley, 1987.
Hirsch E., Moye D., & Dimon J. H. Congenital indifference to pain: Long-term follow-up of two cases. *Southern Medical Journal,* 1995, *12,* 851–857.
Hirsh H.V.B., & Spinelli D. N. Visual experience modifies distribution of horizontally and vertically oriented receptive fields in cats. *Science,* 1970, *168,* 869–871.
Hoagland H. The physiological control of judgments of duration: Evidence for a chemical clock. *Journal of General Psychology,* 1933, *9,* 267–287.
Hoagland H. *Pacemakers in relation to aspects of behavior.* New York: Macmillan, 1935.
Hochberg J. E. *Perception.* Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall, 1964.
Hochberg J. Perceptual organization. In M. Kubovy &J. R. Pomerantz (Eds.), *Perceptual organization.* Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum, 1981.
Hochberg J. Representation of motion and space in video and cinematic displays. In K. R. Boff L. Kaufman, & J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance. Volume I: Sensory processes and perception.* New York: Wiley, 1986.
Hochberg J. Visual perception. In R. C. Atkinson R. J. Hernnstein G. Lindzey, *&* R. D. Luce (Eds.), *Stevens' handbook of experimental psychology* (2nd ed.), Volume 1. New York: John Wiley, 1988.
Hochberg J. E., & McAlister E. A quantitative approach to figural goodness. *Journal of Experimental Psychology,* 1953, *46,* 361–364.
Hochberg J. E., Triebel W., & Seaman G. Color adaptation under conditions of homogeneous visual stimulation (Ganzfeld). *Journal of Experimental Psychology,* 1951, *41,* 153–159.
Hofman P. M., Van Riswick J. G. A., & Van Opstal J. Re-learning sound localization with new ears. *Nature Neu-roscience,* 1998, *1,* 417–421.
Hogan H. W. A theoretical reconciliation of competing views of time perception. *American Journal of Psychology,* 1978, *91,* 417–428.
Hohmann A., & Creutzfeldt O. D. Squint and the development of binocularity in the humans. *Nature,* 1975, *254,* 613–614.
Holden C. Eyeball ID. *Science,* 1998, *279,* 329.
Holden C. Sex and olfaction. *Science,* 1996, *273,* 313.

Holldobler B., & Wilson E. O. *The ants*. Cambridge, MA: Harvard University Press, 1990.
Hollins M., Faldowski R., Rao S., & Young F. Perceptual dimensions of tactile surface texture: A multidimensional scaling analysis. *Perception & Psychophysics*, 1993, *54*, 697–705.
Hollins M., & Kelley E. K. Spatial updating in blind and sighted people. *Perception & Psychophysics*, 1988, *43*, 380–388.
Holubar J. *The sense of time: an electrophysiological study of its mechanism in man*. Cambridge, MA: MIT Press, 1969.
Holmes E., Hughes B., & Jansson G. Haptic perception of texture gradients. *Perception*, 1998, *27*, 993–1008.
Holway A. H., & Boring E. G. The moon illusion and the angle of regard. *American Journal of Psychology*, 1940, *53*, 109–116.
Holway A. H., & Boring E. G. Determinants of apparent visual size with distance variant. *American Journal of Psychology*, 1941, *54*, 21–37.
Hopfinger J. B., Buonocore M. H., & Mangun G. R. The neural mechanisms of top-down attentional control. *Nature Neuroscience*, 2000, *3*, 284–291.
Hothersall D. *History of psychology*. New York: Random House, 1984.
Houpt K. A., & Houpt T. R. The neonatal pig: A biological model for the development of taste preferences and controls of ingestive behavior. In J. M. Weiffen-bach (Ed.), *The genesis of sweet preference*. Bethesda, MD: U.S. Department of Health, Education, and Welfare, Public Health Service, National Institutes of Health, 1977. DHEW Publication No. (NIH) 77–1068.
Howard I. P. *Human visual orientation*. New York: Wiley, 1982.
Howard I. P. The perception of posture, self motion, and the visual vertical. In K. R. Boff, L. Kaufman, & J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance. Volume I: Sensory processes and perception*. New York: Wiley, 1986.
Howard I. P., & Rogers B. J. *Binocular vision and stere-opis*. New York: Oxford University Press, 1995.
Howard I. P., & Templeton W. B. *Human spatial orientation*. New York: Wiley, 1966.
Howe E. S., & Brandau C. J. The temporal course of visual pattern encoding: Effects of pattern goodness. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 1983, *35*, 607–633.
Howe E. S., & Jung K. Immediate memory span for two-dimensional spatial arrays: Effects of pattern symmetry and goodness. *Acta Psychologica*, 1986, *61*, 37–51.
Hsia Y., & Graham C. H. Color blindness. In C. H. Graham (Ed.), *Vision and visual perception*. New York: Wiley, 1965.
Huang Y. L., & Jones B. On the interdependence of temporal and spatial judgments. *Perception & Psychophysics*, 1982, *32*, 7–14.
Hubel D. H., The visual cortex of normal and deprived monkeys. *American Scientist*, 1979, *67*, 532–543.
Hubel D. H. Evolution of ideas on the primary visual cortex, 1955–1978: A biased historical account. *Bioscience Reports*, 1982, *2*, 435–469.
Hubel D. H. *Eye, brain, and vision*. New York: Scientific American Library, 1988.
Hubel, D H., & Livingstone M. S. The llth J. A. F. Stevenson Memorial Lecture: Blobs and color vision. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*, 1983, *61*, 1433–1441.

Hubel D. H., & Livingstone M. S. Segregation of form, color, and stereopsis in primate area 18.*Journal of Neuroscience,* 1987, *7,* 3378–3415.

Hubel D. H., & Wiesel T. N. Receptive fields of single neurons in the cat's striate cortex.*Journal of Physiology,* 1959, *148,* 574–591.

Hubel D. H., & Wiesel T. N. Receptive fields binocular interaction and functional architecture in the cat's visual *cortex.Journal of Physiology,* 1962, *160,* 106–154.

Hubel D. H., & Wiesel T. N. Receptive fields of cells in striate cortex of very young, visually inexperienced kittens.*Journal of Neurophysiology,* 1963, *26,* 994–1002.

Hubel D. H., & Wiesel T. N. Receptive fields and functional architecture of monkey striate *cortex.Journal of Physiology,* 1968, *195,* 215–243.

Hubel D. H., & Wiesel T. N. Stereoscopic vision in macaque monkey. *Nature,* 1970, *225,* 41–42.

Hubel D. H., & Wiesel T. N. Sequence regularity and geometry of orientation columns in the monkey striate cortex.*Journal of Comparative Neurology,* 1974, *158,* 267–294.

Hubel D. H., & Wiesel T. N. Functional architecture of macaque monkey visual cortex. *Proceedings of the Royal Society of London,* 1977, *198,* Series B, 1–59.

Hubel D. H., & Wiesel T. N. Brain mechanisms of vision. *Scientific American,* 1979, *241,* 150–162.

Humphreys G. W., & Riddoch M. J. To see but not to see: A case study of visual agnosia. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum, 1987.

Humphrey N. K. Vision in a monkey without striate cortex: A case study. *Perception,* 1974, *3,* 105–114.

Humphries S. A.,Johnson M. H., & Long N. R. An investigation of the gate control theory of pain using the experimental pain stimulus of potassium iontophoresis. *Perception & Psycbophysics,* 1996, *58,* 693–703.

Hunt D. M., Dulai K. S., Bowmaker J. K., & Mollon J. D. The chemistry of John Dalton's color blindness. *Science,* 1995, *267,* 984–988.

Hunt E. R., & Ellis H. C. *Fundamentals ofcognitive psychology* (6th Ed.). New York: McGraw-Hill, 1999.

Hurvich L. M., &Jameson D. A quantitative theoretical account of color vision. *Transactions of the New York Academy of Sciences,* 1955, *18,* 33–38.

Hurvich L. M., &Jameson D. An opponent-process theory of color vision. *Psychological Review,* 1957, *64,* 384–404.

Hurvich L. M., & Jameson D. Opponent processes as a model of neural organization. *American Psychologist,* 1974, *29,* 88–102.

Indo Y., Tsuruta M., Hayashida Y., Karim M. A., Ohta K., Kawano T., Mitsubuchi H., Tonoki H., Awaya Y., Matsuda I. Mutations in the TRKA/NGF receptor gene in patients with congenital insensitivity to pain with an-hidrosis. *Nature Genetics.* 1996; *13,* 485–8.

Ingle D. J. The goldfish as a retinex animal. *Science,* 1985, *227,* 651–654.

Iverson J. M., & Goldin-Meadow S. Why people gesture when they speak. *Nature,* 1998, *396,* 228.

Jacobs G. H. The distribution and nature of colour vision among the mammals. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society.* 1993, *68,* 413–471.

Jacobs G. H., Neitz J., and Deegan J. F. Retinal receptors in rodents maximally sensitive to ultraviolet light. *Nature,* 1991, *353,* 655–656.

Jacobs G. H., & Pulliam K. A. Vision in the prairie dog. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1973, *84*, 240–245.

Jacobs H. L. Observations on the ontogeny of saccharine preference in the neonate rat. *Psychonomic Science*, 1964, *1*, 105–106.

Jacobs H. L. Taste and the role of experience in the regulation of food intake. In M. R. Kare & O. Mailer (Eds.), *The chemical senses and nutrition*. Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press, 1967.

Jacobsen A., & Gilchrist A. The ratio principle holds over a million-to-one range of illumination. *Perception & Psychopbysics*, 1988, *43*, 1–6.

Jagota A., Iglesia O. de al., & Schwartz W. J. Morning and evening circadian oscillations in the sprachiasmatic nucleus *in vitro*. *Nature Neuroscience*, 2000, *3*, 305–306.

James W. *The principles of psychology*. New York: Henry Holt, 1890.

Janisse M. P. *Pupillometry*. Washington, DC: Hemisphere, 1977.

Janson H. W. *History of art*. Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall, 1962.

Jansson G. Can a haptic display rendering virtual 3D objects be useful for people with visual impairment? *Journal of Visual Impairment and Blindness*, 1999, *93*, 426–429.

Jastrow R., & Thompson M. H. *Astronomy: Fundamentals and jrentiers(2nd* ed.). New York: Wiley, 1974.

Jeka J. J., & Lackner J. R. Fingertip contact influences human postural control. *Experimental Brain Research*, 1994, *100*, 495–502.

Jeka J. J. Schoner G., Dijkstra T., Ribeiro P., & Lackner J. R. Coupling of fingertip somatosensory information to head and body sway. *Experimental Brain Research*, 1997, *113*, 475–483.

Jerome N. W. Taste experience and the development of a dietary preference for sweet in humans: Ethnic and cultural variations in early taste experience. In J. W. Weft-fenbach (Ed.), *Taste and development*. Bethesda, MD: U.S. Department of Health, Education, and Welfare, Public Health Service, National Institutes of Health, 1977. DHEW Publication No. (NIH) 77–1068.

Jewesbury E. C.O. Insensitivity to pain. *Brain*, 1951, *74*, 336–353.

Johansson G. Visual perception of biological motion and a model for its analysis. *Perception & Psycbopbysics*, 1973, *14*, 201–211.

Johansson G. Visual motion perception. *Scientific American*, 1975, *232*, 76–88.

Johansson G., von Hofsten C., & Jansson G. Event perception. *Annual Review of Psychology*, 1980, *31*, 27–64.

Johansson R. S., & Vallbo A. B. Tactile sensibility in the human hand: Relative and absolute densities of four types of mechanoreceptive units in glabrous skin. *Journal of Physiology*, 1979, *256*, 283–300.

Johnson O., & Kozma A. Effects of concurrent verbal and musical tasks on a unimanual skill. *Cortex*, 1977, *13*, 11–16.

Johnson S. P. Contributions from motion discrimination mechanisms to two-month-olds' perception of illusory contours. *Infant Behavior and Development*, 1998, *21*, (Special *ICIS* issue), 106.

Johnson S. P., & Aslin R. N., Young infants' perception of illusory contours in dynamic displays. *Perception*, 1998, *27*, 341–353.

Johnsson L. G., & Hawkins J. E. Sensory and neural degeneration with aging, as seen in microdissections of the human inner ear. *Annals of Otology, Rhinology and Laryngology*, 1972, *81*, 179–193.

Johnston J. C., & McClelland J. L. Visual factors in word perception. *Perception & Psychophysics*, 1973, *14*, 365–370.

Johnston J. C., & McClelland J. L. Perception of letters in words: Seek not and ye shall find. *Science*, 1974, *184*, 1192–1194.

Johnston J. C., & McClelland J. L. Experimental tests of a hierarchical model of word identification. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, 1980, *19*, 503–524.

Johnston R. E. Effects of female odors on the sexual behavior of male hamsters. *Behavioral and Neural Biology*, 1986, *46*, 168–188.

Johnston R. E. Responses to individual signatures in scent counter-marks: A striking new phenomenon. In R. Apfelbach, D. Muller-Schwarze, K. Reutter, & E. Weiler (Eds.), *Advances in the hiosciences*, 1994, *93*, 361–369.

Johnston R. E. Pheromones, the vomeronasal system, and communication: From hormonal responses to individual recognition. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1998, *855*, 51-1–51-16.

Johnston R. E. Functions and mechanisms of scent over-marking. In R. E. Johnston, D. Muller-Schwarze, & P. Sorenson (Eds.), *Advances in chemical signals in vertebrates*. New York: Plenum Press, 1999.

Johnston R. E., & Bhorade A. Perception of scent over-marks by golden hamsters *(Mesocricetus auratus)*: Novel mechanisms for determining which individual's mark is on top. *Journal of Comparative Psychology*, 1998, *112*, 1–14.

Johnston R. E., Sorokin E. S., & Ferkin M. H. Female voles discriminate males' overmarks and prefer top-scent males. *Animal Behaviour*, 1997, *54*, 679–690(a).

Johnston R. E., Sorokin E. S., & Ferkin M. H. Scent counter-marking by male meadow voles: Females prefer the top-scent male. *Ethology*, 1997, *103*, 443–453(b).

Jones B., & Gwynn M. Functional measurement scale of painful electric shocks. *Perception & Psychophysics*, 1984, *35*, 193–200.

Jones B., & Huang Y. L. Space-time dependencies in psy-chophysical judgment of extent and duration: Algebraic models of the tau and kappa effects. *Psychological Bulletin*, 1982, *91*, 128–142.

Jones L. A., Hunter I. W., & Irwin R. J. Differential thresholds for limb movement measured using adaptive techniques. *Perception & Psychophysics*, 1992, *52*, 529–535.

Jones M. R. Dynamic pattern structure in music: Recent theory and research. *Perception & Psychophysics*, 1987, *41*, 621–634.

Jordan K., & Randall J. The effects of framing ratio and oblique length on Ponzo illusion magnitude. *Perception & Psychophysics*, 1987, *41*, 435–439.

Jory M. K., & Day R. H. The relationship between brightness contrast and illusory contours. *Perception*, 1979, *8*, 3–9.

Joubert C. E. Subjective acceleration of time: Death, anxiety and sex differences. *Perceptual and Motor Skills*, 1983, *57*, 49–50.

Joubert C. E. Subjective expectations of the acceleration of time with aging. *Perceptual and Motor Skills*, 1990, *70*, 334.

Julesz B. Binocular depth perception without familiarity cues. *Science,* 1964, *145,* 356–362.

Julesz B. Texture and visual perception. *Scientific American,* 1965, *212,* 38–48.

Julesz B. *Foundations of cyclopean perception.* Chicago: University of Chicago Press, 1971.

Julesz B. Global stereopsis: Cooperative phenomena in stereoscopic depth perception. In R. Held. H. W. Leibowitz, & H.-L. Teuber (Eds.) *Handbook of sensory physiology.* Volume VIII: *Perception.* Berlin: Springer-Verlag, 1978.

Julesz B. A brief outline of the texton theory of human vision. *Trends in Neuroscience,* 1984, *7,* 41–45.

Julesz B. Texton gradients: The texton theory revisited, *Biological Cybernetics,* 1986, *54,* 245–251.

Julesz B., & Bergen J. R. Textons, the fundamental elements in preattentive vision and perception of textures. *The Bell System Technical Journal,* 1983, *62* (6), 1619–1645.

Jung R. & Spillman L. Receptive-field estimation and perceptual integration in human vision. In F. A. Young & D. B. Lindsley (Eds.), *Early experience and visual information processing in perceptual and reading disorders.* Washington, DC: National Academy of Sciences, 1970.

Jusczyk P. Speech perception. In K. R. Boff, L. Kaufman, & J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance. Volume II: Cognitive processes and performance.* New York: Wiley, 1986.

Kagan J. The determinants of attention in the infant. *American Scientist,* 1970, *58,* 298–306.

Kaiser M. K., Proffitt D. R., & Anderson K. Judgments of natural and anomalous trajectories in the presence and absence of motion. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition,* 1985, *11,* 795–803.

Kaiser M. K., Proffitt D. R., & McCloskey M. The development of beliefs about falling objects. *Perception & Psychophysics,* 1985, *38,* 533–539.

Kallman H. J., Corballis M. C. Ear asymmetry in reaction time to musical sounds. *Perception & Psychophysics,* 1975, *17,* 368–370.

Kandel E. R. Visual system III: Physiology of the central visual pathways. In E. R. Kandel & J. H. Schwartz (Eds.), *Principles of neural science.* New York: Elsevier, 1981.

Kandel E. R. Processing of form and movement in the visual system. In E. R. Kandel & J. H. Schwartz (Eds.), *Principles of neural science* (2nd ed.). New York: Elsevier, 1985.

Kandel E. R. Language. In Kandel E. R., Schwartz J. H., & Jessell T. M. (Eds.), *Essentials of neural science and behavior.* Norwalk, CT: Appleton & Lange, 1995.

Kandel E. R., Schwartz J. H., & Jessell T. M. *Essentials of neural science and behavior.* Norwalk, CT: Appleton & Lange, 1995.

Kanizsa G. Subjective contours. *Scientific American,* 1976, *234,* 48–52.

Kanizsa G. *Organization in vision: Essays on Gestalt psychology.* New York: Praeger, 1979.

Kanwisher N. The modular structure of human visual recognition: Evidence from functional imaging (Chapter 8). In M. Sabourin F. Craik, & M. Robert (Eds.), *Advances in psychological science.* (Vol. 2). East Sussex, UK: Psychology Press Ltd. 1998.

Kanwisher N., Chun M. M., & McDermott J. Functional imaging of human visual cognition. *Cognitive Brain Research,* 1996, *5,* 55–67.

Kanwisher N., McDermott J., & Chun M. M. The fusiform face area: A module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *Journal of Neuroscience*, 1997. *17*, 4302–4311.

Kanwisher N., & Downing P. Separating the wheat from the chaff. *Science*, 1998, *282*, 57–58.

Kare M. R., & Ficken M. S. Comparative studies on the sense of taste. In Y. Zotterman (Ed.), *Olfaction and taste*. New York: Macmillan, 1963.

Kastner S., De Weerd P., Desimone R., & Ungerieider L. G. Mechanisms of directed attention in the human extrastriate cortex as revealed by functional MRI. *Science*, 1998. *282*, 108–111.

Katsuki Y. Neural mechanism of auditory sensation in cats. In W. A. Rosenblith (Ed.), *Sensory communication*. Cambridge, MA: MIT Press, 1961.

Katsuki Y., Watanabe T., & Suga N. Interactions of auditory neurons in response to two sound stimuli in cat. *Journal of Neurophysiology*, 1959, *22*, 603–623.

Katz D. *The world of touch*. (L. E. Krueger, Transl.) Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum, 1989. (Original work published 1925.)

Katz J., & Melzack R. Pain «memories» in phantom limbs: Review and clinical observation. *Pain*, 1990, *43*, 319–336.

Katz L. C., & Shatz C. J. Synaptic activity and the construction of cortical circuits. *Science*, 1996, *274*, 1133–1138.

Kauer J. S. Coding in the olfactory system. In T. E. Finger & W. L. Silver (Eds.), *Neurobiology of taste and smell*. New York: Wiley, 1987.

Kaufman L. *Perception: The world transformed*. New York: Oxford University Press, 1979.

Kaufman L., & Rock I. The moon illusion I. *Science*, 1962, *136*, 953–961(a).

Kaufman L., & Rock I. The moon illusion. *Scientific American*, 1962, 207, 120–132(b).

Kaufman L., &: Rock I. The moon illusion thirty years later. In M. Hershenson (Ed.), The *moon illusion*. Hills-dale, NJ: Lawrence Erlbaum, 1989.

Keele S. W. Motor control. In K. R. Boff, L. Kaufman, & J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance. Volume II: Cognitive processes and performance*. New York: Wiley, 1986.

Keim H. A. *How to care for your back*. Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall, 1981.

Kellar L. A., & Bever T. G. Hemispheric asymmetries in the perception of musical intervals as a function of musical experience and family handedness background. *Brain and Language*, 1980, *10*, 24–38.

Kellogg W. N. Sonar system of the blind. *Science*, 1962, *137*, 399–404.

Kelly D. D. Somatic sensory system IV: Central representations of pain and analgesia. Chapter 18. In E R. Kandel & J. H. Schwartz (Eds.), *Principles of neural science*. New York: Elsevier, 1984.

Kemp D. T. Stimulated acoustic emissions from within the human auditory system. *Journal of the Acoustical Society of America*, 1978, *64*, 1386–1391.

Kemp D. T. Evidence of mechanical nonlinearity and frequency selective wave amplification in the cochlea. *Archives of Otology, Rhinology, and Laryngology*, 1979, *224*, 37–45.

Kemp M. Julesz's joyfulness. *Nature*, 1998. *396*, 419.

Kendrick K. M., & Baldwin B. A. Cells in temporal cortex of conscious sheep can respond preferentially to the sight of faces. *Science*, 1987, *236*, 448–450.

Kennedy J. M. What can we learn about pictures from the blind? *American Scientist*, 1983, *71*, 19–26.

Kennedy J. M. The tangible world of the blind. *Encyclopaedia Britannica Medical and Health Annual* Chicago, 1984.

Kennedy J. M. Line endings and subjective contours. *Spatial Vision*, 1988, *3*, 151–158.

Kennedy J. M. *Drawing and the blind. Pictures to touch.* New Haven, CT: Yale University Press, 1993.

Kennedy J. M. How the blind draw. *Scientific American*. 1997, *276*, 60–65.

Kennedy J. M. Recognizing outline pictures via touch: alignment theory. In M. A. Heller (ed.), *Touch representation, and blindness*. London: Oxford University Press, 2000.

Kennedy J. M., & Campbell J. Convergence principle in blind people's pointing. *International Journal of Rehabilitation Research*, 1985, *8*, 189–210.

Kennedy J. M., & Domander R. Pictorial foreground background reversal reduces tactual recognition by blind subjects. *Journal of Visual Impairment and Blindness*, 1984, *78*, 215–216.

Kennedy J. M., Gabias P., & Nicholls A. Tactile pictures. In M. A. Heller & W. Schiff (Eds.), *The psychology of touch*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum, 1991.

Kenshalo D. R. The cutaneous senses. In J. R. Kling & L. A. Riggs (Eds.), *Experimental psychology* (3rd ed.). New York: Holt, Rinehart and Winston, 1971.

Kenshalo D. R. Biophysics and psychophysics of feeling. In R. L. Carterette & M. P. Friedman (Eds.), *Handbook of perception*, Volume VI B. New York: Academic Press, 1978.

Kenshalo D. R. & Scott H. A. Temporal course of thermal adaptation. *Science*, 1966, *151*, 1095–1096.

Kessen W. Sucking and looking: Two organized congenital patterns of behavior in the human newborn. In H. W. Stevenson E. H. Hess, & H. L. Rheingold (Eds.), *Early behavior: Comparative and developmental approaches*. New York: Wiley, 1967.

Khanna S. M., & Leonard D. G. B. Basilar membrane tuning in the cat cochlea. *Science*, 1982, *215*, 305–306.

Kiang N. Y. S. Peripheral neural processing of auditory information. In I. Darian-Smith (Ed.), *Handbook of physiology*. Bethesda, MD: American Physiological Society, 1984.

Kilpatrick F. P. *Explorations in transactional psychology*. New York: New York University Press, 1961.

Kim N. G., Growney R., & Turvey M. T. Optical flow not retinal flow is the basis of wayfinding by foot. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 1996, *22*, 1279–1288.

Kimbrell G. M., & Furchgott E. The effect of aging on olfactory threshold. *Journal of Gerontology*, 1968, *18*, 364–365.

Kimura D. Cerebral dominance and the perception of verbal stimuli. *Canadian Journal of Psychology*, 1961, *15*, 166–171.

Kimura D. Left-right differences in the perception of melodies. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 1964, *16*, 355–358.

Kimura D. Functional asymmetry of the brain in dichotic listening. *Cortex*, 1967, *3*, 163–178.

Kimura D., & Folb S. Neural processing of backwards speech sounds. *Science*, 1968, *161*, 395–396.

Kinsler L. E., & Frey A. R. *Fundamentals of acoustics* (2nd ed.). New York: Wiley, 1962.

Kirk-Smith M. D., Van Toller C., & Dodd G. H. Unconscious odour conditioning in human *subjects. Journal of Biological Psychology*, 1983, *17*, 221–231.

Kirschvink J. L., Jones D. S., & MacFadden F. J. (Eds.), *Magnetite biomineralization and magnetoreception in organisms, a new biomagnetism*. New York: Plenum Press, 1985.

Klatzky R. L., Golledge R. G., Loomis J. M., Cicinelli J. G., & Pellegrino J. W. *Journal of Visual Impairment & Blindness*, 1995 (January-February), *89*, 70–82.

Klatsky R. H., & Lederman S. J. Stages of manual exploration in haptic object identification. *Perception & Psychophysics*, 1992, *52*, 661–670.

Klatsky R. H., & Lederman S. J. Identifying objects from a haptic glance. *Perception & Psychophysics*, 1995, *57*, 1111–1123.

Klatzky R. L., Lederman, S. J., & Metzger V. A. Identifying objects by touch: An «expert system.» *Perception & Psychophysics*, 1985, *37*, 299–302.

Kleber R. J., Lhamon W. T., & Goldstone S. Hyperthermia, hyperthyroidism, and time judgment. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1963, *56*, 362–365.

Kleffner D. A., & Ramachandran V. S. On the perception of shape from shading. *Perception & Psychophysics*, 1992, *52*, 18–36.

Kline D. W., & Schieber F. Visual aging: A transient/ sustained shift? *Perception & Psychophysics*, 1981, *29*, 181–182.

Kluender K. R., Diehl R. L., & Killeen P. R. Japanese quail can learn phonetic categories. *Science*, 1987, *237*, 1195–1197.

Knouse K. Citation in *Rutgers Magazine*, 1988, *67* (September-October) 8.

Knox C., & Kimura D. Cerebral processing of nonverbal sounds in boys and girls. *Neuropsycbologia*, 1970, *8*, 227–237.

Knudsen E. I. The hearing of the barn owl. *Scientific American*, 1981, *245*, 112–125.

Knudsen E. I., & Brainard M. S. Visual instruction of the neural map of auditory space in the developing optic tectum. *Science*, 1991, *253*, 85–87.

Knudsen E. I., & Konishi M. A neural map of auditory space in the owl. *Science*, 1978, *200*, 795–797.

Koffka K. *Principles of Gestalt psychology*. New York: Har-court Brace, 1935.

Kohler I. Experiments with goggles. *Scientific American*, 1962, *206*, 62–86.

Kohler I. The formation and transformation of the perceptual world. *Psychological Issues*, 1964, *3* (Whole No. 4).

Kourtzi Z., & Shiffrar M. Dynamic representations of human body movement. *Perception*, 1999, *28*, 49–62.

Kowal K. H. Apparent duration and numerosity as a function of melodic familiarity. *Perception & Psychophysics*, 1987, *42*, 122–131.

Kowler E., & Anton S. Reading twisted text: Implications for the role of saccades. *Vision Research*, 1987, *27*, 45–60.

Kowler E., & Martins A. J. Eye movements of preschool children. *Science*, 1982, *215*, 997–999.

Krech D., & Crutchfield R. S. *Elements of psychology.* New York: Alfred A. Knopf, 1958.

Kristofferson A. B. Attention and psychophysical time. *Acta Psychologica,* 1967, *27,* 93–100.

Krosnick J. A., Metz A. L., Jussim L. J., & Lynn A. R. Subliminal conditioning of attitudes. *Personality and Social Psychology Bulletin,* 1992, *18,* 152–162.

Krueger L. E. David Katz's der Aufbau der Tastwelt (the world of touch): A synopsis. *Perception & Psychophysics,* 1970, *7,* 337–341.

Krueger L. E. Tactual perception in historical perspective: David Katz's world of touch. In W. Schiff & E. Fouike (Eds.), *Tactual perception: A sourcebook.* New York; Cambridge University Press, 1982(a).

Krueger L. E. A word-superiority effect with print and Braille characters. *Perception & Psychophysics,* 1982, *31,* 345–352. (b)

Krueger L. E., & Ward M. E. Letter search by Braille readers: Implications for instruction. *Journal of Visual Impairment and Blindness,* 1983, *77,* 166–169.

Krumhansi C. L., & Kessler E. J. Tracing the dynamic changes in perceived tonal organization in a spatial representation of musical keys. *Psychological Review,* 1982, *89,* 334–368.

Kubovy M. Overview. In K. R. Boff, L. Kaurman, & J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance. Volume II: Cognitive processes and performance.* New York: Wiley, 1986.

Kuffler S. W. Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. *Journal of Neurophysiology,* 1953, *16,* 37–68.

Kuril P. A., & Miller J. D. Speech perception by the chinchilla: Voiced-voiceless distinctions in alveolar plosive consonants. *Science,* 1975, *190,* 69–72.

Kuhl P. A., & Padden D. M. Enhanced discriminability at the phonetic boundaries for the place feature in macaques. *Journal of the Acoustical Society of America,* 1983, *73,* 1003–1010.

Kuhl P. K. Perception of auditory equivalent classes for speech by infants. *Infant Behavior and Development,* 1983, *6,* 263–285.

Kumazawa T. Primitivism and plasticity of pain—implication of polymodal receptors. *Neuroscience Research,* 1998, *32,* 9–31.

Kunkler-Peck A. J., & Turvey M. T. Hearing shape. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance.* 2000, *26,* 279–294.

Lackner J. R. Adaptation to visual and proprioceptive rearrangement: Origin of the differential effectiveness of active and passive movement. *Perception & Psycho-physics,* 1977, *21,* 55–59.

Lackner J. R., & Graybiel A. Head movements in nontenres-trial force environments elicit motion sickness: Implications for the etiology of space motion sickness. *Aviation, Space, and Environmental Medicine,* 1986, *57,* 443–448.

Lackner J. R., & DiZio P. Adaptation in a rotating artificial gravity environment. *Brain Research Reviews,* 1998, *28,* 194–202.

Laing D. G. Natural sniffing gives optimum odour perception for humans. *Perception,* 1983, *12,* 99–118.

Lalonde R., & Hanneqin D. The neurobiological basis of time estimation and temporal order. *Reviews in the Neurosciences,* 1999, *10,* 151–173.

Lambert L., & Lederman S. J. An evaluation of the legibility and meaningfulness of potential map symbols. *Journal of Visual Impairment and Blindness*, 1989, *83*, 397–403.

Lamme V. A. F. The neurophysiology of figure-ground segregation in primary visual cortex. *The Journal of Neuroscience*, 1995, *15*, 1605–1615.

Lamme V. A. F. & Spekreijse H. Neuronal synchrony does not represent texture segregation. *Nature*, 1998, *396*, 332–366.

Lamme V. A. F., Zipser K., & Spekreijse H. Figure-ground activity in primary visual cortex is suppressed by anesthesia. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1998, *95*, 3263–3268.

Lancet. Noise-induced hearing loss (Editorial Summary). *Lancet*, Aug. 2, 1975, no. 7927, Vol. II, 215–216.

Langfeld H. S. Note on a case of chromaesthesia. *Psychological Bulletin*, 1914, *11*, 113–114.

Langlois J. H., Ritter J. M., Roggman L. A., & Vaughn L. S. Facial diversity and infant preferences for attractive faces. *Developmental Psychology*, 1991, *27*, 79–84.

Lanze M., Mcguire W., & Weisstein N. Emergent features: A new factor in the object-superiority effect? *Perception & Psychophysics*, 1985, *38*, 438–442.

Lecuyer R., & Durand K. Two-dimensional representations of the third dimension and their peception by infants. *Perception*, 1998, *27*, 465–472.

Lautenbacher S., & Strian F. Sex differences in pain and thermal sensitivity: The role of body size. *Perception & Psychophysics*, 1991, *50*, 179–183.

Lawless H. T. Recognition of common odors, pictures, and simple shapes. *Perception & Psychophysics*, 1978, *24*, 493–495.

Lawless H. T. Sensory interactions in mixtures. *Journal of Sensory Studies*, 1986, *1*, 259–274.

Lawless H. T. Gustatory psychophysics. In T. E. Finger & W. L. Silver (Eds.), *Neurobiology of taste and smell.* New York: John Wiley, 1987.

Lawless H., & Engen T. Associations to odors: Interference, mnemonics, and verbal labels. *Journal of Experimental Psychology: Human Learning and Memory*, 1977, *3*, 52–59.

Lawless H. T., Rozin P., & Shenker J. Effects of oral cap-saicin on gustatory, olfactory and irritant sensation on flavor identification in humans who regularly or rarely consume chili pepper. *Chemical Senses*, 1985, *10*, 579–589.

Lawson R. B., Packard S., Lawrence D., & Whitmore C. L. Stereopsis from reversible and irreversible patterns. *Perception & Psychophysics*, 1977, *21*, 65–68.

Lederman S. J. «Improving one's touch» ...and more. *Perception & Psychophysics*, 1978, *24*, 154–160.

Lederman S. J., & Klatsky R. L. Action for perception: Manual exploratory movements for haptically processing objects and their features. In A. Wing P. Haggard, & Flanagan R. (Eds.), *Hand and brain.* San Diego: Academic Press, 1996.

Lederman S. J., & Klatsky R. L. *The band as a perceptual system.* In K. J. Connolly (Ed.), The psychobiology of the hand. London, UK: MacKeith Press, 1998.

Lee D. N., & Aronson E. Visual proprioceptive control of standing in human infants. *Perception & Psychophysics*, 1974, *15*, 529–532.

Lee S. H., & Blake R. Rival ideas about binocular rivalry. *Vision Research,* 1999, *39,* 1447–1454.

Lee T. S., Mumford D., Romero R., & Lamme V. A. F. The role of the primary visual cortex in higher level vision. *Vision Research,* 1998, *38,* 2429–2454.

Leehey S. C., Moskowitz-Cook A., Brill S., & Held R. Orientational anisotropy in infant vision. *Science,* 1975, *190,* 900–902.

Le Grand Y. *Form and space vision.* Bloomington: Indiana University Press, 1967.

Le Grand Y. *Light, colour and vision.* London: Chapman and Hall, 1968.

Le Grand Y. History of research on seeing. In E. C. Carterette & M. P. Friedman (Eds.), *Handbook of perception. Volume V: Seeing.* New York: Academic Press, 1975.

Leibowitz H. W., Brislin R., Perlmutter, L, & Hennessy R. Ponzo perspective illusion as a manifestation of space perception. *Science,* 1969, *166,* 1174–1176.

Leibowitz H. W., & Owens D. A. Nighttime driving accidents and selective accidents and selective visual degradation. *Science,* 1977, *189,* 646–648.

Leibowitz H. W., & Pick H. A. Cross-cultural and educational aspects of the Ponzo perspective illusion. *Perception & Psychophysics,* 1972, *12,* 430–432.

Leibowitz H. W., Post R. B., Brandt T., & DichgansJ. Implications of recent developments in dynamic spatial orientation and visual resolution for vehicle guidance. In A. Wertheim W. Wagenaar, & H. W.

Leibowitz (Eds.), *Tutorials in motion perception.* New York: Plenum Press, 1982.

Leinbach M. D., & Fagot B. I. Categorical habituation to male and female faces: Gender schematic processing in infancy. *Infant Behavior and Development,* 1993, *16,* 317–332.

Lemlich R. Subjective acceleration of time with aging. *Perceptual and Motor Skills,* 1975, *41,* 235–238.

Lenneberg E. H. Understanding language without ability to speak: A case report. *Journal of Abnormal and Social Psychology,* 1962, *65,* 419–425.

Lenneberg E. H. *Biological foundations of language.* New York: Wiley, 1967.

Lenz R. A., Gracely R. H., Hope E. J., Baker F. H., Rowland L. H., Dougherty P. M., & Richardson R. T. The sensation of angina can be evoked by stimulation of the human thalamus. *Pain,* 1994, *59,* 119–125.

Lettvin J. Y., Maturana H. R., McCulloch W. S., & Pitts W. H. What the frog's eye tells the frog's brain. *Proceedings of the Institute of Radio Engineers,* 1959, *47,* 1940–1951.

Leukel F. *Introduction to physiological psychology.* St. Louis: C. V. Mosby, 1972.

LeVay S., Wiesel T. N., & Hubel D. H. The development of ocular dominance columns in normal and visually deprived monkeys. *Journal of Comparative Neurology,* 1980, *191,* 1–51.

Levenson T. Accounting for taste. *The Sciences,* 1995, *35,* 13–15.

Lewin R. Mockingbird song aimed at mates, not rivals. *Science,* 1987, *236,* 1521–1522.

Lewis J. W., Cannon J. T., & Liebeskind, J C. Opioid and nonopiod mechanisms of stress analygesia. *Science,* 1980, *208,* 623–625.

Lewis M. E., Mishkin M., Bragin E., Brown R. M., Pert C. B., & Pert A. Opiate receptor gradients in monkey cerebral cortex: Correspondence with sensory processing hierarchies. *Science,* 1981, *211,* 1166–1169.

Lewkowicz D. J. Infants' responsiveness to the auditory and visual attributes of a sounding/moving stimulus. *Perception & Psychophysics,* 1992, *52,* 519–528.
Lewy A. J., Wehr T. A., Goodwin F. K., Newsome D. A., & Markey S. P. Light suppresses melatonin secretion in humans. *Science,* 1980, *210,* 1267–1269.
Liberman A. M., Cooper F. S., Harris K. S., MacNeilage P. F., & Studdert-Kennedy M. Some observations on a model for speech perception. In W. Wathen-Dunn (Ed.), *Models for the perception of speech and visual form.* Cambridge, MA: MIT Press, 1967.
Liberman A. M., & Studdert-Kennedy M. Phonetic perception. In R. Held H. W. Leibowitz, & H.-L. Teuber (Eds.), *Handbook of sensory physiology. Volume VIII: Perception.* Berlin: Springer-Verlag, 1978.
Lieberman P., & Crelin E. S. On the speech of Neanderthal man. *Linguistic Inquiry,* 1971, *2,* 203–222.
Lieberman P., Crelin E. S., & Klatt D. H. Phonetic ability and related anatomy of the newborn and adult human, Neanderthal man, and the chimpanzee. *American Anthropologist,* 1972, *74,* 287–307.
Lindsay P. H., & Norman D. A. *Human information processing: An introduction to psychology* (2nd ed.). New York: Academic Press, 1977.
Linn C. E., Jr., Campbell M. G., & Roelofs W. L. Pheromone components and active spaces: What do moths smell and where do they smell it? *Science,* 1987, *237,* 650–652.
LishmanJ. R., & Lee D. N. The autonomy of visual kinaes-thesis. *Perception,* 1973, *2,* 287–294.
Liu H., Mantyh P., & Basbaum A. I. NMDA-receptor regulation of substance P from primary afferent nociceptors. *Nature,* 1997, *386,* 721–724.
Livingston W. K. The vicious circle in causalgia. *Annals of the New York Academy of Sciences,* 1948, *50,* 247–258.
Livingstone M. S. Art, illusion and the visual system. *Scientific American,* 1987, *258,* 78–85.
Livingstone M. S., & Hubel D. H. Anatomy and physiology of a color system in the primate visual cortex. *Journal of Neuroscience,* 1984, *4,* 309–356.
Livingstone M. S., & Hubel D. Segregation of form, color, movement, and depth: Anatomy, physiology, and movement. *Science,* 1988, *240,* 740–749.
Livingstone M. S., & Hubel D. H. Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *Journal of Neuroscience,* 1987, *7,* 3416–3468.
Livingstone M. S., Rosen G. D., Drislane F. W., & Galaburda A. M. Physiological and anatomical evidence for a magnocellular detect in developmental dyslexia. *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 1991, *188,* 7943–7947.
Llewellyn-Thomas E. Search behavior. *Radiological Clinics of North America,* 1969, *7,* 403–417.
Llewellyn-Thomas E. Can eye movements save the earth? In D. F. Fisher R. A. Monty, &J. W. Senders (Eds.), *Eye movements: Cognition and visual perception.* Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum, 1981.
Lockhart J. M. Ambient temperature and time estimation. *Journal of Experimental Psychology,* 1967, *73,* 286–291.

Lockwood A. H., Salvi R. J., Coad M. L, Towsley M. L., Wack D. S., & Murphy B. W. The functional neu-roanatomy of *tinnitus. Neurology,* 1998, *50,* 114–120.

Logethetis N. K., & Schall J. D. Neuronal correlates of subjective visual perception. *Science,* 1989, *245,* 761–763.

Logue A. W. *The psychology of eating and drinking* (2nd ed.). New York: W. H. Freeman, 1991.

Lohmann K. J., & Lohmann C. M. F. Acquisition of magnetic directional preference in hatchling loggerhead sea turtles. *Journal ofExperimental Biology,* 1994, *190,* 1–8.

Loitman J. E. Pain management: Beyond pharmacology to acupuncture and hypnosis. *JAMA,* 2000, *283,* 118–119.

London I. D. A Russian report on the postoperative newly seeing. *American Journal of Psychology,* I960, *73,* 478–482.

Long G., & Beaton R. J. The contribution of visual persistence to the perceived duration of brief targets. *Perception & Psychopbysics,* 1980, *28,* 422–430.

Long G. M., & Homolka J. L. Contrast sensitivity during horizontal visual pursuit: dynamic sensitivity functions. *Perception,* 1992, *21,* 753–764.

Long G. M., & Kearns D. F. Visibility of text and icon highway signs under dynamic viewing conditions. *Human Factors,* 1996, *38,* 690–701.

Long G. M., & Olszweski A. D. To reverse or not to reverse: When is an ambiguous figure not ambiguous. *American Journal of Psychology,* 1999, *112,* 41–71.

Long G., Toppino T. C., & Kostenbauder J. E. As the cube turns: Evidence for two processes in the perception of a dynamic reversible figure. *Perception & Psy-cbophysics,* 1983, *34,* 29–38.

Long G., & Wurst S. A. Complexity effects on reaction-time measures of visual persistence: Evidence for peripheral and central contributions. *American Journal of Psychology,* 1984, *97,* 537–561.

Long G. M., Toppino T. C., & Mondin G. W. Prime time: Fatigue and set effects in the perception of reversible figures. *Perception & Psychophysics,* 1992, *52,* 609–616.

Loomis J. M., Golledge R. G., Klatzky R. L., Speigle J. M., & Tietz J. Personal guidance system for the visually impaired. *Proceedings of the First Annual International ACM/SIGCAPH Conference on Assistive Technologies.* Marina del Rey, CA, October 31–November 1, 1994.

Loomis J. M., Klatzky R. L., Golledge R. G., Cicinelli J. G., Pellegrino J. W., & Fry P. A. Nonvisual navigation by blind and sighted: Assessment of path integration ability. *Journal of Experimental Psychology: General,* 1993, *122,* 73–91.

Loomis J. M., & Lederman S. J. Tactual perception. In K. R. Boff L. Kaufman, & J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance. Volume II: Cognitive processes and performance.* New York: Wiley, 1986.

Loop M. S., & Bruce L. L. Cat color vision: The effect of stimulus size. *Science,* 1978, *199,* 1221–1222.

Lore R., & Sawatski D. Performance of binocular and monocular infant rats on the visual cliff. *Journal of Comparative and Physiological Psychology,* 1969, *67,* 177–181.

Lucas A., & Fisher G. H. Illusions in concrete situations: II Experimental studies of the Poggendorff illusion. *Ergonomics,* 1969, *12,* 395–402.

Lucca A., Dellantonio A., & Riggio L. Some observations of the Poggendorff and Muller-Lyer illusions. *Perception & Psychopbysics,* 1986, *39,* 374–380.
Luckiesh M. *Visual illusions.* New York: Dover Publications, 1922. (Reprinted 1965).
Lumer E. D., Friston K. J., & Rees G. Neural correlates of perceptual rivalry in the human brain. *Science,* 1998, *280,* 1930–1934.
Luo C. R. Semantic competition as the basis of Stroop interference: Evidence from color-word matching tasks. *Psychological Science,* 1999, *10,* 35–40.
Lyman B. J., & McDaniel M. A. Memory for odors and, odor names: Modalities of elaboration and imagery. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition,* 1990, *16,* 656–664.
Lynes J. A. Brunelleschi's perspective reconsidered. *Perception,* 1980, *9,* 87–99.
Lynn B. Capsaicin: Actions on nociceptive C-fibres and therapeutic potential. *Pain,* 1990, *41,* 61–69.
Mack A. Perceptual aspects of motion in the frontal plane. In K. R. Boff L. Kaufman, & J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance. Volume I: Sensory processes and perception.* New York: Wiley, 1986.
Mack A., Fendrich R., Chambers D., & Heuer F. Perceived position and saccadic eye movements. *Vision Research,* 1985, *25,* 501–505.
MacKain K. Studdert-Kennedy M., Spieker S., & Stern D. Infant intermodal speech perception is a left-hemisphere function. *Science,* 1983, *219,* 1347–1349.
MacKay D. M. Ways of looking at perception. In W. Wathen-Dunn (Ed.), *Models for the perception of speech and visual form.* Cambridge, MA: MIT Press, 1967.
MacLeod D. I. A., Chen B., & Crognale M. Spatial organization of sensitivity regulation in rod vision. *Vision Research,* 1989, *29,* 965–978.
MacWhirter R. B. vocal and escape responses of Colombian ground squirrels to simulated terrestrial and aerial predator attacks. *Ethology,* 1992, *91,* 311–325.
Madden R. C., & Phillips J. B. An attempt to demonstrate magnetic compass orientation in two species of mammals. *Animal Learning & Behavior,* 1987, *15,* 130–134.
Maier S. F., Drugan R. C., & Grau J. W. Controllability, coping behavior, and stress-induced analgesia in the rat. *Pain,* 1982, *12,* 47–56.
Mailer O. Specific appetite. In M. R. Kare & O. Mailer (Eds.), *The chemical senses and nutrition.* Baltimore, MD: Johns Hopkins Press University, 1967.
Mair R. G., Bouffard, J A., Rngen T., & Morton T. H. Olfactory sensitivity during the menstrual cycle. *Sensory Processes,* 1978, *2,* 90–98.
Malott R. W., & Malott M. K. Perception and stimulus generalization. In W. C. Stebbins (Ed.), *Animal psycho-physics.* New York: Appleton-Century-Crofts, 1970.
Malott R. W., Malott M. K., & Pokrzywinski J. The effects of outward-pointing arrowheads on the Mueller-Lyer illusion in pigeons. *Psychonomic Science,* 1967, *9,* 55–56.
Mandenoff A., Fumeton F., Apfelbaum M., & Margules D. L. Endogenous opiates and energy balance. *Science,* 1982, *215,* 1536–1538.
Mangan P. A., Bolinskey P. K., & Rutherford A. L. Under-estimation of time during aging: The result of age-related dopaminergic changes? *Society for Neuroscience,* 1997, *23,* 2003 (Abstract).
Manley G. A. Some aspects on the evolution of hearing in vertebrates. *Nature,* 1971, *230,* 506–509.

Mann T. *The magic mountain.* New York: Alfred A. Knopf, 1927.
Mantyh P. W., & Hunt S. P. Hot peppers and pain. *Neuron,* 1998, *21,* 644–645.
Mantyh P. W., Rogers S. D., Honore P., Alien B. J., Ghilardi,J. R., Li J., Daughters R. S., Lappi D. A., Wiley R. G., & Simone D. A. Inhibition of hyperalgesia by ablation of lamina I spinal neurons expressing the substance P receptor. *Science,* 1997, *278,* 275–279.
Marcel A. J. Conscious and unconscious perception: Experiments on visual masking and word recognition. *Cognitive Psychology,* 1983, *15,* 197–237.
Marks L. E. On colored-hearing synestheisa: Cross-modal translations of sensory dimensions. *Psychological Bulletin,* 1975, *82,* 302–331.
Marks L. E., Synesthesia. *Psychology Today,* 1975, *9,* 48–52.
Marks L. E. *The unity of the senses.* New York: Academic Press, 1978.
Marks L. E., & Stevens J. C. Perceived cold and skin temperature as functions of stimulation level and duration. *American Journal of Psychology,* 1972, *85,* 407–419.
Marks W. B., Dobelle W. H., & MacNichol E. F. Visual pigments of single primate cones. *Science,* 1964, *143,* 1181–1183.
Marler P. R., & Hamilton W. J. *Mechanisms of animal behavior.* New York: Wiley, 1966.
Marr D. *Vision.* New York: W. H. Freeman, 1982.
Marroquin J. L. *Human visual perception of structure.* Master's thesis, Department of Electrical Engineering and Computer Science, Massachusetts Institute of Technology, 1976.
Marshall J. C., & Halligan P. W. Blindsight and insight in visuo-spatial neglect. *Nature,* 1988, *336,* 766–767.
Martin G. N. Human *Neuropsycbology.* New York: Prentice-Hall, 1998 (pp. 222–224).
Marx J. L. Brain peptides: Is substance P a transmitter of pain signals? *Science,* 1979, *205,* 886–889.
Masin S. C., & Vidotto G. A magnitude estimation study of the inverted-T illusion. *Perception & Psychopbysics,* 1983, *33,* 582–584.
Masini R., Sciaky R., & Pascarella A. The orientation of a parallel-line texture between the verticals can modify the strength of the Poggendorff illusion. *Perception & Psychophysics,* 1992, *52,* 235–242.
Mason J. R., & Silver W. L. Trigeminally mediated odor aversion in starlings. *Brain Research,* 1983, *269,* 196–199.
Masterton B., & Diamond I. T. Hearing: Central neural mechanisms. In E. C. Carterette & M. P. Friedman (Eds.), *Handbook of perception. Volume III.: Biology of perceptual systems.* New York: Academic Press, 1973.
Masterton B., Heffner H., & Ravizza R. The evolution of human hearing. *Journal of the Acoustical Society of America,* 1968, *45,* 966–985.
Matell M. S., & Meek W. H. Neuropsychological mechanisms of interval timing behavior. *BioEssays,* 2000, *22,* 94–103.
Mather G. Image blur as a pictorial depth cue. *Proceedings of the Royal Society of London.* B. 1996, *263,* 169–172.
Mather G. The use of image blur as a depth cue. *Perception,* 1997, *26,* 1147–1158.
Mather G., & Murdoch L. Gender discrimination in biological motion displays based on dynamic cues. *Proceedings of the Royal Society of London,* 1994, *258,* 273–279.

Mather G., Verstraten S., & Anstis S. *The motion aftereffect: A modem perspective.* Cambridge, MA: MIT Press, 1998.

Mather G., & West S. Recognition of animal locomotion from dynamic point-light displays. *Perception,* 1993, *22,* 759–766.

Matin L. Visual localization and eye movements. In K. R. Boff L. Kaufman, & J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance. Volume I: Sensory processes and perception.* New York: Wiley, 1986.

Matin L., Picouh E., Stevens J. K., Edwards M. W., Jr., Young D., & MacArthur R. Oculoparalytic illusion: Visual field dependent spatial mislocalization by humans with experimentally paralyzed extraocular muscles. *Science,* 1982, *216,* 198–201.

Mattes S., & Ulrich R. Directed attention prolongs the perceived duration of a brief stimulus. *Perception & Psy-chophysics,* 1998, *60,* 1305–1317.

Matthews L. H., & Knight M. *The senses of animals.* London: Museum Press, 1963.

Mattingly I. G. Speech cues and sign stimuli. *American Scientist,* 1972, *60,* 327–337.

Maurer D., & Lewis T. L. Peripheral discrimination by three-month-old infants. *Child Development,* 1979, *50,* 276–279.

Maurer D., & Salapatek P. Developmental changes in the scanning of faces by young infants. *Child Development,* 1976, *47,* 523–527.

Mayer M. Development of anisotropy in late childhood. *Vision Research,* 1977, *17,* 703–710.

Mayer *M. Sensory perception laboratory manual.* New York: Wiley, 1982.

Mayer M. J., Kim C.B.Y., Svingos A., & Glues A. Foveal flicker sensitivity in healthy aging eyes. I. Compensating for pupil variation. *Journal of the Optical Society of America A,* 1988, *5,* 2201–2209.

Mazur R. H. Aspartame—a sweet surprise. *Journal of'Toxicology and Environmental Health,* 1977, *2,* 243–249.

McBeath M. K., Shaffer D. M., & Kaiser M. K. How baseball outfielders determine where to run to catch fly balls. *Science,* 1995, *268,* 569–572.

McBurney D. H. Effects of adaptation on human taste function. In C. Pfaffman (Ed.), *Olfaction and taste.* New York: Rockefeller University Press, 1969.

McBurney D. H. Psychological dimensions and perceptual analyses of taste. In E. C. Carterette & M. P. Friedman (Eds.), *Handbook of perception. Volume VI, A: Tasting and smelling.* New York: Academic Press, 1978.

McBurney D. H., Balaban C. D., Christopher D. E., & Harvey C. Adaptation to capsaicin within and across days. *Physiology & Behavior,* 1997, *61,* 181–190.

McBurney D. H., Collings V. B., & Glanz L. M. Temperature dependence of human taste responses. *Physiology and Behavior,* 1973, *11,* 89–94.

McBurney D. H., Levine J. M., & Cavanaugh P. H. Psy-chophysical and social ratings of human body odor. *Personality and Social Psychology Bulletin,* 1977, *3,* 135–138.

McBurney D. H., & Pfaffmann C. Gustatory adaptation to saliva and sodium chloride. *Journal of Experimental Psychology,* 1963, *65,* 523–529.

McBurney D. H., & Shick T. R. Taste and water taste of twenty-six compounds for man. *Perception & Psy-chophysics,* 1971, *10,* 249–252.

McBurney D. H., Smith D. V., & Shick T. R. Gustatory cross-adaptation: Sourness and bitterness. *Perception & Psycbophysics,* 1972, 77, 228–232.

McCleod R. W., & Ross H. E. Optic-flow and cognitive factors in time-to-collision estimates. *Perception,* 1983, *12,* 417–423.
McClintic J. R. *Physiology of the human body* (2nd ed.). New York: Wiley, 1978.
McClintock M. K. Menstrual synchrony and suppression. *Nature,* 1971, *229,* 244–245.
McClintock M. K. Estrous synchrony: Modulation of ovarian cycle length by female pheromones. *Physiology & Behavior,* 1984, *32,* 701–705.
McCloskey M. Intuitive physics. *Scientific American,* 1983, *248,* 122–130(a).
McCloskey M. Naive theories of motion. In D. Gentner & A. L. Stevens (Eds.), *Mental models.* Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum, 1983(b).
McCloskey M., Caramazza A., & Green B. Curvilinear motion in the absence of external forces: Naive beliefs about the motions of objects. *Science,* 1980, *210,* 1139–1141.
McCloskey M., Washburn A., & Felch L. Intuitive physics: The straight-down belief and its origin. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition,* 1983, *9,* 636–649.
McCollough C. Color adaptation of edge-detectors in the human visual system. *Science,* 1965, *149,* 1115–1116.
McConkie G. W., Kerr P. W., Reddix M. D., Zola D., & Jacobs A. M. Eye movement control during reading: II. Frequency of refixating a word. *Perception & Psychophysics,* 1989, *46,* 245–253.
McCready D. Moon illusion redescribed. *Perception & Psychophysics,* 1986, *39,* 64–72.
McFadden D., & Pasanen E. G. Otoacoustic emissions and quinine sulfate. *Journal of the Acoustical Society of America,* 1994, *95,* 3460–3474.
McFadden D., & Plattsmier H. S. Aspirin can potentiate the temporary hearing loss induced by intense sounds. *Hearing Research,* 1983, *9,* 295–316.
McGivern R. F., & Berntson G. G. Mediation of diurnal fluctuations in pain sensitivity in the rat by food intake patterns: Reversal by naloxone. *Science,* 1980, *210,* 210–211.
McGurk H., & MacDonald J. Hearing lips and seeing voices. *Nature,* 1976, *264,* 746–748.
McKee S. P., & Westheimer G. Improvement in vernier acuity with practice. *Perception & Psychopbysics,* 1978, *24,* 258–262.
McKenzie B. E., Tootell H. E., & Day R. H. Development of visual size constancy during the first year of human infancy. *Developmental Psychology,* 1980, *16,* 163–174.
Meltzoff A. N. Imitation of televised models by infants. *Child Development,* 1988, *59,* 1221–1229.
Melzack R. Phantom limbs. *Psychology Today,* 1970, *4,* 63–68.
Melzack R. *The puzzle of pain.* New York: Basic Books, 1973.
Melzack R. Phantom limbs. *Scientific American,* April 1992,120–126.
Melzack R., & Wall P. D. Pain mechanisms: A new theory. *Science,* 1965, *150,* 971–979.
Merbes S. L., & Nathans J. Absorption spectra of human cone pigments. *Nature,* 1992, *356,* 433–435.
Merigan W. H., & Eskin T. A. Spatio-temporal vision of macaques with severe loss of Pb retinal ganglion cells. *Vision Research,* 1986, *26,* 1751–1761.
Mermelstein R., Banks W., & Prinzmetal W. Figural goodness effects in perception and memory. *Perception & Psychophysics,* 1979, *26,* 472–480.
Merzenich M. Seeing in the sound zone. *Nature,* 2000, *404,* 620–621.

Merzenich M., Jenkins W., Johnston P., Schreiner C., Miller S., & Tallal P. Temporal processing deficits of language-learning children ameliorated by training. *Science,* 1996, *271,* 77–81.

Mescavage A. A., Helmet W. I., Tatz S. J., & Runyon R. P. *Time estimation as a function of rate of stimulus change.* Paper presented at the annual meeting of the Eastern Psychological Association, New York, April 1971.

Messing R. B., & Campbell B. A. Summation of pain produced in different anatomical regions. *Perception & Psychophysics,* 1971, *10,* 225–228.

Metalis S. A., & Hess E. H. Pupillary response/semantic differential scale relationships. *Journal of Research in Personality,* 1982, *16,* 201–216.

Michael C. R. Retinal processing of visual images. *Scientific American,* 1969, *220,* 104–114.

Michael C. R. Color vision mechanisms in monkey striate cortex: Dual-opponent cells with concentric receptive fields.*Journal of Neurophysiology,* 1978, *41,* 572–588(a).

Michael C. R. Color vision mechanisms in monkey striate cortex: Simple cells with dual opponent-color receptive-fields.*Journal of Neurophysiology,* 1978, *41,* 1233–1249(b).

Michael R. P., Bonsall R. W., & Warher P. Human vaginal secretions: Volatile fatty acid content. *Science,* 1974, *186,* 1217–1219.

Michael R. P., & Keverne E. B. Pheromones in the communication of sexual status in primates. *Nature,* 1968, *218,* 746–749.

Michels K. M., & Schumacher A. W. Color vision in tree squirrels. *Psychonomic Science,* 1968, *10,* 7–8.

Michon J. Tapping regularity as a measure of perceptual motor load. *Ergonomics,* 1966, *9,* 401–412.

Miczek K. A., Thompson M. L., & Shuster L. Opioid-like analgesia in defeated mice. *Science,* 1982, *215,* 1520–1522.

Middlebrooks J. C., Clock A. E., Xu L., & Green D. M. A panoramic code for sound location by cortical neurons. *Science,* 1994, *264,* 842–844.

Middleton F. A., & Strick P. L. The cerebellum: An overview. *Trends in Neurosciences,* 1998, *21,* 367–369.

Miles F. A., & Fuller J. H. Visual tracking and the primate flocculus. *Science,* 1975, *189,* 1000–10002.

Milewski A. E. Infant's discrimination of internal and external pattern *elements.Journal of Experimental Child Psychology,* 1976, *22,* 229–246.

Millan M. J. Multiple opioid systems and pain. *Pain,* 1986, *27,* 303–347.

Miller A. *Ingenious pain.* New York: Harcourt Brace, 1997.

Miller G. A. The masking of speech. *Psychological Bulletin,* 1947, *44,* 105–129.

Miller G. A. *Psychology: The science of mental life.* New York: Harper & Row, 1962.

Miller J. D., Weir C. C., Pastore R., Kelley W. J., & Dooling R. J. Discrimination and labeling of noise-burst sequences with varying noise-lead times: An example of categorical perception.*Journal of the Acoustical Society of America,* 1976, *60,* 410–417.

Milne L. J., & Milne M. The *senses of animals and men.* New York: Atheneum, 1967.

Mishkin M., Ungcrieidcr L. G., & Macko K. A. Object vision and spatial vision: Two cortical pathways. *Trends in Neuroscience,* 1983, *6,* 414–417.

Mistretta C. M. Developmental neurobiology of the taste system. In T. V. Getchell R. L. Doty L. M. Bartoshuk, & J. B. Snow, Jr. (Eds.), *Smell and taste in health and disease.* New York: Raven Press, 1991.

Mitchell C. T., & Davis R. The perception of time in scale model environments. *Perception,* 1987, *16,* 5–16.

Mitchell D. E. Effect of early visual experience on the development of certain perceptual abilities in animals and man. In R. D. Walk & H. L. Pıck (Eds.), *Perception and experience.* New York: Plenum, 1978.

Mitchell D. E. The influence of early visual experience on visual perception. In C. S. Harris (Ed.), *Visual coding and adaptability.* Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum, 1980.

Mitchell D. E., Reardon J., & Muir, 15. W. Interocular transfer of the motion aftereffect in normal and stereoblind observers. *Experimental Brain Research,* 1975, *22,* 163–173.

Mitchell D. E., & Ware C. Interocular transfer of a visual aftereffect in normal and stereoblind humans. *Journal of Physiology,* 1974, *263,* 707–721.

Miyazaki K. Musical pitch identification by absolute pitch possessors. *Perception & Psychophysics,* 1988, *44,* 501–512.

Mo S. S. Judgment of temporal duration as a function of numerosity. *Psychonomic Science,* 1971, *24,* 71–72.

Monahan C. B., Kendall R. A., & Carterette E. C. The effect of melodic and temporal contour on recognition memory for pitch change. *Perception & Psychophysics,* 1987, *41,* 576–600.

Moncrieff R. W. *The chemical senses.* London: Leonard Hill, 1951.

Moncrieff R. W. *Odour preferences.* New «York: Witey, 1966.

Money K. E., & Cheung B. S. Another function of the inner ear: Facilitation of the emetic response to poisons. *Aviation, Space, and Environmental Medicıne,* 1983, *54,* 208–211.

Montagna W. The skin. *Scientific American,* 1965, *212,* 56–66.

Montgomery J. C., & MacDonald J. A. Sensory tuning of lateral line receptors in antarctic fish to the movements of planktonic prey. *Science,* 1987, *235,* 195–196.

Monti-Bloch L., Jennings-White C., Dolberg D. S., & Berliner D. L. The human vomeronasal system. *Psycboneuroendocrinology,* 1994, *19,* 673–686.

Moore B. C. J. *Introduction to the psychology of bearing* (3rd ed.). New York: Academic Press, 1989.

Moore B. C. J. Hearing. In A. M. Colman (Ed.), *Companion encyclopedia of psychology.* London: Routledge, 1994.

Moore R. Y. A clock for the ages. *Science,* 1999, *284,* 2102–2102.

Morell R. J., Hung J. K., Hood L. J., et al. Mutations in the connexin 26 gene *(GJB2)* among Ashkenazi Jews with nonsyndromic recessive deafness. *The New England Journal of Medicine,* 1998, *339,* 1500–1505.

Morse J. M., & Morse R. M. Cultural variation in the inference of pain. *Journal of Cross Cultural Psychology,* 1988, *19,* 232–242.

Morse P. A., & Snowden C. T. An investigation of categorical speech discrimination by rhesus monkeys. *Perception & Psychophysics,* 1975, *17,* 9–16.

Mosel J. N., & Kantrowitz G. The effect of monosodium glutamate on acuity to the primary tastes. *American Journal of Psychology,* 1952, *65,* 573–579.

Movshon J. A., & Newsome W. T. Neural foundations of visual motion perception. *Current Directions in Psychological Science*, 1992, *1*, 35–39.
Mozell M. M. Olfactory discrimination: Electrophysiologi-cal spatiotemporal basis. *Science*, 1964, *143*, 1336–1337.
Mozell M. M. The spatiotemporal analysis of odorants at the level of the olfactory receptor sheet. *Journal of General Physiology*, 1966, *50*, 25–41.
Mozell M. M. Olfaction. InJ. W. Kling & L. A. Riggs (Eds.), *Experimentalpsychology* (3rd ed.). New York: Holt, Rine-hart and Winston, 1971.
Mueller C. G. *Sensory psychology*. Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall, 1965.
Mueller C. G., & Rudolph M. *Light and vision*. New York: Time, Inc., 1966.
Muir D. W., & Mitchell D. E. Visual resolution and experience: Acuity deficits in cats following early selective visual deprivation. *Science*, 1973, *180*, 420–422.
Mulligan R. M., & Schiffman H. R. Temporal experiences as a function of organization in memory. *Bulletin of the Psycbonomic Society*, 1979, *14*, 417–420.
Murakami I., & Cavanagh P. A jitter after-effect reveals motion-based stabilization of vision. *Nature*, 1998, *395*, 798–801.
Murphy C. Olfactory psychophysics. In T. E. Finger & W. L. Silver (Eds.), *Neurobiology of taste and smell*. New York: Wiley, 1987.
Murphy C., & Gilmore M. M. Quality-specific effects of aging on the human taste system. *Perception & Psychophysics*, 1989, *45*, 121–128.
Murphy M. R., & Schneider G. E. Olfactory bulb removal eliminates mating behavior ın the male golden hamster. *Science*, 1969, *167*, 302–303.
Murphy S. T., & Zajonc R. B. Affect, Cognition, and Awareness: Affective priming with optimal and suboptimal stimulus exposures. *Journal of Personality and Social Psychology*, 1993, *64*, 7213–739.
Murphy S. T., Zajonc R. B., & MonahanJ. L. Additivity of nonconscious affect: Combined effects of priming and exposure. *Journal of Personality and Social Psychology*, 1995, *69*, 589–602.
Murray J. B. Evidence for acupuncture's analgesic effectiveness and proposals for the physiological mechanisms *invoked. Journal of Psychology*, 1995, *129*, 443–461.
Naatanen R., Lehtokoski A., Lennes M., et al. Language-specific phoneme representations revealed by electric and magnetic brain responses. *Nature*, 1996, *385*, 432–434.
Nachman M. Taste preferences for sodium salts by adrenalectomizcd rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1962, *55*, 1124–1129.
Nakamura S., & Shimojo S. Critical role of foreground stimuli in perceiving visually induced self-motion (vec-tion). *Perception*, 1999, *28*, 893–902.
Nakayama K. James J. Gibson—An appreciation. *Psychological Review*, 1994, *101*, 329–335.
Nanez J., St. Perception of impending collision in 3- to 6-week-old infants. *Infant Behavior and Development*, 1988, *11*, 447–463.
Narayan S. S., Temchin A. N., Recio A., & Ruggero M. A. Frequency tuning of basilar membrane and auditory nerve fibers in the same cochleae. *Science*, 1998, *282*, 1882–1884.
Nathans J., Piantanida T. P., Eddy R. L., Shows T. B., & Hogness D. S. Molecular genetics of inherited variation in human color vision. *Science*, 1986, *232*, 203–210.

Nathans J., Thomas D., & Hogness D. S. Molecular genetics of human color vision: The genes encoding blue, green, and red pigments. *Science*, 1986, *232*, 193–202.

Nazir T., Heller D., & Sussman C. Letter visibility and word recognition: The optical viewing position in printed words. *Perception & Psychophysics, 1992, 52*, 315–328.

Neale J. H., Barker J. L., Uhl G. R., & Snyder S. H. Enkephalin-containing neurons visualized in spinal cord cell cultures. *Science*, 1978, *201*, 467–469.

Neisser U. The processes of vision. *Scientific American*, 1968, *219*, 204–214.

Neitz J., Geist T., & Jacobs G. H. Color vision in the dog. *Visual Neuroscience*, 1989, *3*, 119–125.

Nemire K., & Cohen M. M. Visual and somesthetic influences on postural orientation in the median plane. *Perception & Psycbophysics*, 1993, *53*, 106–116.

Nerger J. L., & Cicerone C. M. The ratio of L cones to M cones in the human parafoveal retina. *Vision Research*, 1992, *32*, 879–888.

Neri P., Morrone M. C., & Burr D. C. Seeing biological motion. *Nature*, 1998, 395, 894–896.

Neuhoff J. G. Perceptual bias for rising tones. *Nature*, 1998, *395*, 123–124.

Neuhoff J. G., & McBeath M. K. The Doppler Illusion: The influence of dynamic intensity change on perceived pitch. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 1996, *22*, 970–985.

Newton I. *Optiks, or a treatise of the reflections, refractions, inflections & colours oflight* (1704) (4th ed.). New York: Dover, 1952.

Nicolaus L. K., Cassci J. F., Carlson R. B., & Gustavson C. R. Taste-aversion conditioning of crows to control predation on eggs. *Science*, 1983, *220*, 212–214.

Nishimura H., Hashikawa K., Doi K., et al. Sign language «heard» in the auditory cortex. *Nature*, 1999, *397*, 118.

Nobili R., Mammano F., & Ashmore J. How well do we understand the cochlea? *Trends in Neuroscience*, 1998, *21*, 159–167.

Norcia A. M., & Tyier C. W. Spatial frequency sweep VEP: Visual acuity during the first year of life. *Vision Research*, 1985, *25*, 1399–1408.

Norman J. F., & Lappin J. S. The detection of surface curvature defined by optical motion. *Perception & Psychopbysics*, 1992, *51*, 386–396.

Norris K. *Dolphin days: The life and times of the Spinner dolphin*. New York: W.W. Norton, 1991.

Novick A. Echolocation in bats: Some aspects of pulse design, *American Scientist*, 1971, *59*, 198–209.

Nowlis G. H., Frank M. E., & Pfaffmann C. Specificity of acquired aversions to taste qualities in hamsters and rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1980, *94*, 932–942.

Nygaard L. C., Sommers M. S., & Pisoni D. B. Speech perception as talker-contingent process. *Psychological Science*, 1994, *5*, 42–46.

Ogle K. N: The optical space sense. In H. Davson (Ed.), *The eye*. New York: Academic Press, 1962.

Ohzawa I., DeAngelis G. C., & Freeman R. D. Stereoscopic depth discrimination in the visual cortex: Neurons ideally suited as disparity detectors. *Science*, 1990, *249*, 1037–1041.

Oldfield S. R., & Parker S. P. A. Acuity of sound localisation: A topography of auditory space. III. Monaural hearing conditions. *Perception,* 1986, *15,* 67–81.

Olson C. R., & Freeman R. D. Progressive changes in kitten striate cortex during monocular *vision.Journal of Neuropbysiology,* 1975, *38,* 26–32.

Olzak L. A., & Thomas J. P. Seeing spatial patterns. In K. R. Boff L. Kaufman, & J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance. Volume I: Sensory processes and perception.* New York: Wiley, 1986.

O'Mahoney M., Kingsley L., Harji A., & Davies M. What sensation signals the salt taste threshold? *Chemical Senses and Flavor,* 1976, *2,* 177–188.

O'Mahoney M., & Wingate P. The effect of interstimulus procedures on salt taste intensity functions. *Perception & Psychopbysics,* 1974, *6,* 494–502.

Oram M. W., & Perrett D. I. Responses of anterior superior temporal polysensory (STPa) neurons to «biological motion» stimuli. *Journal of'Cognitive Neuroscience,* 1994, *6,* 99–116.

Orchard L. N., & Stem J. A. Blinks as an index of cognitive activity during reading. *Integrative Physiological and Behavioral Science,* 1991, *26,* 108–116.

Oren D. A., & Terman M. Tweaking the human circadian clock with light. *Science,* 1998, *279,* 333–334.

Omstein R. E. *On the experience of time.* Baltimore, MD: Penguin Books, 1969.

O'Scalaidhe S. P., Wilson F. A.W., Goldman-Rakic P. S. Areal segregation of face-processing neurons in pre-frontal cortex. *Science,* 1997, *278,* 1135–1138.

O'Shea R. P., Thumb's rule tested: visual angle of thumb's width is about 2 deg. *Perception,* 1991, *20,* 415–418.

O'Shea R. P. (2000) Ongoing URL for bibliography on binocular rivalry: http://psy.otago.ac.nz:800/r_oshea/br_bibliography.htm.

O'Shea R. P., Blackburn S. G., & Ono, Hiroshi 0. Contrast as a depth cue. *Vision Research,* 1994, *34,* 1595–1604.

O'Shea R. P., Govan D. G. Blur and contrast as pictorial depth cues. *Perception,* 1997, *26,* 599–612.

Oster G. Auditory beats in the brain. *Scientific American,* 1973, 229, 94–102.

O'Toole A. J., & Kersten D. J. Learning to see random-dot stereograms. *Perception,* 1992, *21,* 227–243.

Owens D. A., & «Wolf-Kelly K. Near work, visual fatigue, and variations of oculomotor tonus. *Investigative Ophthalmology and Visual Science,* 1987, *28,* 743–749.

Owsley C., Sekuler R., & Siemsen D. Contrast sensitivity throughput adulthood. *Vision Research,* 1983, *23,* 689–699.

Oyama T. Figure-ground dominance as a function of sector angle, brightness, hue, and orientation. *Journal of Experimental Psychology,* I960, *60,* 299–305.

Palmer E. E., & Hemenway K. Orientation and symmetry: Effects of multiple, rotational, and near symmetries. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance,* 1978, *4,* 691–702.

Palmer S. E. The effects of contextual scenes on the identification of objects. *Memory and Cognition,* 1975, *3,* 519–526.

Palmeri T. J., Goldinger S. D., & Pisoni D. B. Episodic encoding or voice attributes and recognition memory for spoken words. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition,* 1993, *19,* 309–328.

Palmerino C. C., Rusiniak K. W., & Garcia J. Flavor-illness aversions: The peculiar roles of odor and taste in memory for poison. *Science,* 1980, *208,* 753–755.

Papanicolaou A. C., Schmidt A. C., Moore B. D., & Eisen-berg H. M. Cerebral activation patterns in an arithmetic and a visuospatial processing task. *International Journal of Neuroscience,* 1983, *20,* 283–288.

Papathomas T. V., The brain as a hypothesis-constructing-and-testing agent. In E. LeP-ore & Z. Pylshyn (Eds.), Rut-gers University Lectures on Cognitive Science, Basil Blackwell, 1999.

Papathomas T. V., Kovacs I., Feher A., &Julesz B. Visual dilemmas: Competition between eyes and between percepts in binocular rivalry. In E. LePore & Z. Pylshyn (Eds.), Rutgers University Lectures on Cognitive Science, Basil Blackwell, 1999.

Parker D. E. The vestibular apparatus. *Scientific American,* 1980, *243,* 118–135.

Parks T. E. Post-retinal visual storage. *American Journal of Psychology,* 1965, *78,* 145–147.

Parks T. E. Illusory figures: A (mostly) a theoretical review. *Psychological Bulletin,* 1984, *95,* 282–300.

Passini R., Proulx G., Rainville C. The spatio-cognitive abilities of the visually impaired population. *Environment and Behavior,* 1990, *22,* 91–116.

Pasternak G. W., Childers S. R., & Snyder S. H. Opiate analgesia: Evidence for mediation by a subpopulation of opiate receptors. *Science,* 1980, *208,* 514–516.

Pastore N. *Selective history of theories of visual perception.* New York: Oxford University Press, 1971.

Patel A. D., & Balaban E. Temporal patterns of human cortical activity reflect tone sequence structure. *Nature,* 2000, *404,* 80–84.

Patel A. D., Peretz E., Tramo M., Labreque R. Processing prosodic and musical patterns: A neuropsychological investigation. *Brain and Language,* 1998, *61,* 123–144.

Patterson J., & Deffenbacher K. Haptic perception of the Muller-Lyer illusion by the blind. *Perceptual and Motor Skills,* 1972, *35,* 819–824.

Patterson R. L. S. Identification of 3'-hydroxy-5-androst-16-ene as the musk odour component of boar submaxil-lary salivary gland and its relationship to the sex odour taint in pork *meat. Journal of the Science of Food Agriculture,* 1968, *19,* 434–438.

Pearlman A. L., Birch J., & Meadows J. C. Cerebral color blindness: An acquired defect in hue discrimination. *Annals of Neurology,* 1979, *5,* 253–261.

Penfield W., & Rasmussen I. The *cerebral cortex of man.* New York: Macmillan, 1950.

Peretz E. Can we lose memory for music? A case of music agnosia in a nonmusician. *Journal of Cognitive Neuroscience,* 1996, *8,* 481–496.

Peretz E., Kolinsky R., Tramo M., Labrecque R., Hublet C., Demeurisse G., & Bellville S. Functional dissociations following bilateral lesions of auditory cortex. *Brain,* 1994, *117,* 1283–1301.

Peretz I. Auditory agnosia: a functional analysis. In S. McAdams & E. Bigand (Eds.), *Thinking in sound: The cognitive psychology of human audition.* Oxford: Oxford University Press, 1993.

Peretz I., & Morals J. Specificity for music (Chapter 13). In F. Boiler & J. Grafman (Eds.), *Handbook of neuropsychology,* Volume 8. New York: Elesvier Science Publishers, 1993.

Peretz I., & Morais J. Music and modularity. *Contemporary Music Review,* 1989, *4,* 277–291.

Peterhans E., & Heydt (von der) R. Subjective contours— Bridging the gap between psychophysics and physiology. *Trends in Neurosciences,* 1991, *14,* 112–119.

Petrig B., Julesz B., Kropfl W., Baumgartner G., & Ankliker M. Development of stereopsis and cortical binocu-larity in human infants: Electrophysiological evidence. *Science,* 1981, *213,* 1402–1405.

Petry S., & Meyer G. E. *The perception of illusory contours.* New York: Springer-Verlag, 1987.

Pettigrew J. D., & Freeman R. D. Visual experience without lines: Effect on developing cortical neurons. *Science,* 1973, *182,* 599–601.

Pfaff D. Effects of temperature and tinge of day on time judgments. *Journal of Experimental Psychology,* 1968, *76,* 419–422.

Pfaffmann C. The sense of taste. In J. Field, H. W. Magoun, & V. E. Hall (Eds.), *Handbook of physiology,* Vol. 1. Washington, DC: American Physiological Society, 1959.

Pfaffmann C. Taste stimulation and preference behavior. In Y. Zotterman (Ed.), *Olfaction and taste.* New York: Macmillan, 1963.

Pfaffmann C. Taste, its sensory and motivating properties. *American Scientist,* 1964, *52,* 187–206.

Pfaffmann C. Specificity of the sweet receptors of the squirrel monkeys. In *Chemical senses and flavor.* DordrechtHolland: D. Reidel Co., 1974.

Pfaffmann C. The vertebrate phylogeny, neural code, and integrative processes of taste. In E. C. Carterette & M. P. Friedman (Eds.), *Handbook of perception, Volume VI,* A-*Tasting and smelling.* New York: Academic Press, 1978.

Pfaffmann C., Frank M., Bartoshuk L. M., & Snell T. C. Coding gustatory information in the squirrel monkey chorda tympani. In J. M. Sprague, & A. N. Epstein (Eds.), *Progress in psycbobiology and physiological psychology,* Volume 6. New York: Academic Press, 1976.

Pickles J. O. *An introduction to the physiology of bearing* (2nd ed.). New York, Academic Press, 1988.

Pierce E. F., Eastman N. W., Tripathi H. L., Olson K. G., & Dewey W. L. Beto-endorphin response to endurance exercise: Relationship to exercise dependence. *Perceptual and Motor Skills,* 1993, *77,* 767–770.

Piggins D. J., Kingham J. R., & Holmes S. M. Colour, colour saturation, and pattern induced by intermittent illumination: An initial study. *British Journal of Physiological Optics,* 1972, *27,* 120–125.

Pinker S. *The language instinct.* New York: Morrow, 1994.

Poggio G. F. Stereoscopic processing in monkey visual cortex: A review. In T. V. Papathomas, C. Chubb, A. Gorea, & E. Kowler (Eds.), *Early vision and beyond.* Cambridge, MA: MIT Press, 1995.

Poggio G. F., & Fisher B. Binocular interaction and depth sensitivity in the striate and prestriate cortex of behaving rhesus monkey. *Journal of Neurophysiology,* 1977, *40,* 1392–1405.

Poggio G. F., & Poggio T. The analysis of stereopsis. *Annual Review of Neuroscience,* 1984, 7, 379–412.

Pollack I., & Pickett J. M. The intelligibility of excerpts from conversational speech. *Language & Speech*, 1964, *6*, 165–171.

Pollack R. H. A theoretical note on the aging of the visual system. *Perception & Psycbophysics*, 1978, *23*, 94–95.

Pollack R. H., & Jaeger T. B. The effect of lightness contrast on the colored Miiller-Lyer illusion. *Perception & Psychopbysics*, 1991, *50*, 225–229.

Polyak S. The *vertebrate visual system*. Chicago: University of Chicago Press, 1957.

Pomeranz B. Scientific research into acupuncture for the relief of *pain. Journal of Alternative and Complementary Medicine*. 1996, *2*, 53–60.

Posner M. I., & Raichle M. E. *Images of the mind*. New York: Scientific American Library, 1994.

Post R. B., & Leibowitz H. W. A revised analysis of the role of efference in motion perception. *Perception*, 1985, *14*, 631–643.

Post R. B., Welch R. B., & Caufield K. Relative spatial expansion and contraction within the Miiller-Lyer and Judd Illusions. *Perception*, 1998, *27*, 827–838.

Postman L., & Egan J. P. *Experimental psychology*. New York: Harper & Row, 1949.

Poulton E. C. Geometric illusions in reading graphs. *Perception & Psychopbysics*, 1985, *37*, 543–548.

Povel D. J., & Essens P. Perception of temporal patterns. *Music Perception*, 1985, *2*, 411–440.

Power R. P. The dominance of touch by vision: Sometimes incomplete. *Perception*, 1980, *9*, 457–466.

Poynter W. D., & Homa D. Duration judgment and the experience of time. *Perception & Psychophysics*, 1983, *33*, 548–560.

Prah J. D., & Benignus V. A. Trigeminal, sensitivity to contact chemical-stimulation—A new method and some results. *Perception & Psychopbysics*, 1984, *35*, 65–68.

Predebon J. Framing effects and the reversed Miiller-Lyer illusion. *Perception & Psychophysics*, 1992, *52*, 307–314.

Predebon J. Decrement of the Brentano Miiller-Lyer illusion as a function of inspection time. *Perception*, 1998, *27*, 183–192.

Predebon J., Steven K., Petoez A. Illusion decrement and transfer of illusion decrement in Miiller-Lyer figures. *Perception*, 1992, *22*, 391–401.

Pressey A. W., & Pressey C. A. Attentive fields are related to focal and contextual features: A study of Miiller-Lyer distortions. *Perception and Psychophysics*, 1992, *51*, 423–436.

Preti G., Cutler W. B., Garcia C. R., Huggins G. R., & Lawley H. J. Human axillary secretions influence women's menstrual cycles: The role of donor extract of females. *Hormones and Behavior*, 1986, *20*, 474–482.

Priestly J. B. *Man and time*. New York: Dell, 1968.

Prinzmetal R., & Gettleman L. Vertical-horizontal illusion: One eye is better than two. *Perception & Psychophysics*, 1993, *53*, 81–88.

Pritchard R. M., Heron W., & Hebb D. O. Visual perception approached by the method of stabilized images. *Canadian Journal of Psychology*, I960, *14*, 67–77.

Prosen C. A., Moody D. B., Stebbins W. C., & Hawkins J. E., Jr. Auditory intensity discrimination after selective loss of cochlear outer hair cells. *Science*, 1981, *212*, 1286–1288.

Protopapas A. Connectionist modeling of speech perception. *Psychological Bulletin,* 1999, *125,* 410–436.
Proust M. *Swann's way.* New York: Random House, 1928. (Originally published as: *Du cote de chez Swann,* Paris: Gallimard, 1913.)
Pugh E. N., Jr. Vision: Physics and retinal physiology. In R. C. Atklnson, R. J. Herrnstein G. Lindzey, & R. D. Luce (Eds.), *Stevens' handbook of experimental psychology* (Vol. 1) (2nd ed.). New York: Wiley, 1988.
Pugliese L. Auto-random-dot stereograms. *Optics and Photonics News,* 1991, *59,* 62.
Purcell D. G., & Stewart A. L. The face-detection effect: Configuration enhances detection. *Perception & Psychophysics,* 1988, *43,* 355–366.
Purghe F. Illusory contours from pictorially three-dimensional inducing elements: Counter evidence for Parks and Rock's example. *Perception,* 1993, *22,* 809–818.
Purghe F., & Coren S. Subjective contours 1900–1990: Research trends and bibliography. *Perception & Psychophysics,* 1992, *51,* 291–304.
Quadagno D. M., Shubeita H. E., Deck J., & Francoeur D. Influence of male social contacts, exercise and all female living conditions on the menstrual cycle. *Psychoneuroendochronology,* 1981, *6,* 239–244.
Quinlan P. T., & Wilton R. N. Grouping by proximity or similarity? Competition between the Gestalt principles in vision. *Perception,* 1998, *27,* 417–430.
Quinn G. E., Shin C. H., Maguire M. G., & Stone R. A. Myopia and ambient lighting at night. *Nature,* 1999, *399,* 113.
Raasch T., Bailey I. L., & Bullimore M. A. Repeatability of visual acuity measurement. *Optometry and vision science,* 1998, *75,* 342–348.
Rabin M. D. Experience facilitates olfactory quality discrimination. *Perception & Psycbophysics,* 1988, *44,* 532–540.
Radinsky L. Cerebral clues. *Natural History,* 1976, *55,* 54–59.
Rainville P., Duncan G. H., Price D. D., Carrier B., Bushnell M. C. Pain affect encoded in human anterior cingu-late but not somatosensory cortex. *Science,* 1997, *277,* 968–971.
Rakerd B. Vowels in consonantal context are perceived more linguistically than are isolated vowels: Evidence from an individual differences scaling study. *Perception & Psychophysics,* 1984, *35,* 123–136.
Ramachandran V. S. Blind spots. *Scientific American,* 1992, *266,* 86–91.
Ramachandran V. S. Behavioral and magnetoencephalo-graphic correlates of plasticity in the adult human brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 1993, *90,* 413–420.
Ramachandran V. S., Armel C., Poster C., & Stoddard. R. Object recognition can drive motion perception. *Nature,* 1998, *395,* 852–853.
Ramachandran V. S., & Blakeslee S. Phantoms in the brain. New York: William Morrow, 1998.
Rammsayer T. H., & Lima S. D. Duration discrimination of filled and empty auditory intervals: Cognitive and perceptual factors. *Perception & Psychophysics,* 1991, *50,* 565–574.
Ratliff F. Contour and contrast. *Scientific American,* 1972, *226,* 90–101.
Ratliff P., & Hartline H. K. The responses of*Limulus* optic nerve fibers to patterns of illumination on the retinal mosaic.*Journal of General Physiology,* 1959, *42,* 1241–1255.

Rauschecker J. P. Auditory cortical plasticity: a comparison with other sensory systems. *Trends in Neuroscience,* 1999, *22,* 74–80.
Raviola E., & Wiesel T. N. An animal model of myopia. *New England Journal of Medicine,* 1985, *312,* 1609–1615.
Reason J. T., & Brand J. J. *Motion sickness.* New York: Academic Press, 1975.
Reed C. M., Doherty M. J., Braida L. D., & Durlach N. I. Analytic study of the Tadoma method: Further experiments with inexperienced observers. *Journal of Speech and Hearing Research,* 1982, *25,* 216–223.
Reedy F. E., Bartoshuk L. M., Miller I. J., Duffy V. B., Lucchina L., & Yanagisawa K. Relationships among papillae, taste pores and 6-n-propylthiouracil (prop) suprathreshold taste sensitivity. *Chemical Senses,* 1993, *18,* 618–619.
Regan D., & Beverley K. I. Visually guided locomotion: Psychophysical evidence for a neural mechanism sensitive to flow patterns. *Science,* 1979, *205,* 311–313.
Regan D., & Beverley K. I. How do we avoid confounding the direction we are looking and the direction we are moving. *Science,* 1982, *215,* 194–196.
Regan D., Beverley K. I., & Cynader M. The visual perception of motion in depth. *Scientific American,* 1979, *241,* 136–151.
Regan D. M., Kaufman L., & Lincoln J. Motion in depth and visual acceleration. In K. R. Boff, L. Kaufman, & J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance. Volume I: Sensory processes and perception.* New York; Wiley, 1986.
Reicher G. M. Perceptual recognition as a function of meaningfulness of stimulus material. *Journal of Experimental Psychology,* 1969, *81,* 274–280.
Remez R. E., Rubin P. E., Pisoni D. B. & Carrell T. D. Speech perception without traditional speech cues. *Science,* 1981, *272,* 947–950.
Restle F. Moon illusion explained on the basis of relative size. *Science,* 1970, *167,* 1092–1096.
Reymond L. Spatial visual acuity of the eagle *Aquila audax:* A behavioral, optical and anatomical investigation. *Vision Research,* 1985, *25,* 1477–1491.
Rice C. E. Human echo perception. *Science,* 1967, *155,* 656–664.
Richards W. Stereopsis and stereoblindness. *Experimental Brain Research,* 1970, *10,* 380–388.
Richards W. Anomalous stereoscopic depth perception. *Journal of the Optical Society of America,* 1971, *61,* 410–414.
Richards W., & Regan D. A stereo field map with implications for disparity processing. *Investigative Ophthalmology,* 1973, *12,* 904–909.
Richter C. P. Salt taste thresholds of normal and adrenalec-tomized rats. *Endocrinology,* 1939, *24,* 367–371.
Richter C. P. Total self-regulatory functions in animals and human beings. *Harvey Lectures,* 1942, *38,* 63–103.
Riggs L. A. Visual acuity. In C. H. Graham (Ed.), *Vision and visual perception.* New York: Wiley, 1965.
Riggs L. A., Volkmann F. C., & Moore R. K. Suppression of the blackout due to blinks. *Vision Research,* 1981, *21,* 1075–1079.
Rind E. C., & Simmons P. J. Seeing what is coming: Building collision-sensitive neurons. *Trends in Neuroscience,* 1999, *22,* 215–220.
Rock I. *Orientation and form.* New York; Academic Press, 1973.

Rock I. The perception of disoriented figures. *Scientific American,* 1974, *230,* 78–65.
Rock I. *An introduction to perception.* New York: Macmillan,1975.
Rock I. The description and analysis of object and event perception. In K. R. Boff L. Kaufman, & J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance. Volume II: Cognitive processes and performance.* New York: John Wiley, 1986.
Rock I. *Perception.* New York: Scientific American Library, 1995.
Rock I., & Harris C. S. Vision and touch. *Scientific American,* 1967, *216,* 96–104.
Rock I., & Kaufman L. The moon illusion, II. *Science,* 1962, *136,* 1023–1031.
Rock I., & Palmer S. The legacy of Gestalt psychology. *Scientific American,* 1990, *263,* 84–90.
Rock I., & Victor J. Vision and touch: An experimentally created conflict between the senses. *Science,* 1964, *143,* 594–596.
Rodgers W., & Rozin P. Novel food preferences in thiamine-deficient *rats. Journal of Comparative and Physiological Psychology,* 1966, *61,* 1–4.
Roederer J. G. *Introduction to the physics and psy-chophysics of music.* New York: Springer-Verlag, 1973.
Rogel M. A critical evaluation of the possibility of higher primate reproductive and sexual pheromones. *Psychological Bulletin.* 1978, *85,* 810–830.
Rogers W. L., & Bregman A. S. An experimental evaluation of three theories of auditory stream segregation. *Perception & Psychophysics,* 1993, *53,* 179–189.
Rollman G. B., & Harris G. The detectability, discrim-inability, and perceived magnitude of painful electrical shock. *Perception & Psychophysics,* 1987, *42,* 257–268.
Rolls E. T., & Tovee M. J. Sparseness of the neuronal representation of stimuli in the primate temporal visual *cortex. Journal of Neurophysiology,* 1995, *73,* 713–726.
Roorda A., & Williams D. R. The arrangement of the three cone classes in the living human eye. *Nature,* 1999, *397,* 520–522.
Root A. In Metropolitan Diary (R. Alexander, Ed.), *The New York Times,* November 30, 1994, p. C2.
Rose J. E., Brugge J. F., Anderson D. J., & Hind J. E. Phase-locked response to low-frequency tones in single auditory nerve fibers of the squirrel *monkey. Journal of Neurophysiology,* 1967, *30,* 769–793.
Rose L., Yinon U., & Belkin M. Myopia induced in cats deprived of distance vision during development. *Vision Research,* 1974, *14,* 1029–1032.
Rosen R. C., Schiffman H. R., & Cohen A. S. Behavior modification and the treatment of myopia. *Behavior Modification,* 1984, *8,* 131–154.
Rosen R. C., Schiffman H. R., & Myers H. Behavioral treatment of myopia: Refractive error and acuity changes in relation to axial length and intraocular pressure. *American Journal of Optometry and Physiological Optics,* 1984, *61,* 100–105.
Rosenblatt F. *Principles of neurodynamics: Perceptrons and the theory of brain mechanism.* Washington, DC: Spartan Books, 1962.
Rosenblum L. A., & Cross H. A. Performance of neonatal monkeys in the visual-cliff situation. *American Journal of Psychology,* 1963, *76,* 318–320.
Rosenblum L. D., & Fowler C. A. Audiovisual investigation of the loudness-effort effect for speech and non-speech *events. Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance,* 1991, *17,* 976–985.

Rosenbluth R., Grossman E. S., & Kaitz M. Performance of early-blind and sighted children on olfactory tasks. *Perception,* 2000, *29,* 101–110.

Rosenzweig M. R. Representations of the two ears at the auditory cortex. *American Journal of Psychology, 1951, 67,* 147–158.

Rosenzweig M. R. Cortical correlates of auditory localization and of related perceptual *phenomena. Journal of Comparative and Physiological Psychology,* 1954, *47,* 269–276.

Rosenzweig M. R. Auditory localization. *Scientific American,* 1961, *205,* 132–142.

Rosenzweig M. R., & Leiman A. L. *Physiological psychology.* Lexington, MA: DC Heath, 1982.

Rosenzweig M. R., Leiman A. L., & Breedlove S. M. *Biological psychology* (2nd ed). Sunderland, MA; Sinauer Associates, 1999.

Rossetti Y., Gilles R., Pisella L., Farné A., Li L., Boisson D., & Perenin M. T. Prism adaptation to rightward optical deviation rehabilitates left hemispatial neglect. *Nature,* 1998, *395,* 166–167.

Rossi P. J. Adaptation and negative aftereffect to lateral optical displacement in newly hatched chicks. *Science,* 1968, *160,* 430–432.

Rossi P. J. Primacy of the negative aftereffect over positive adaptation in prism adaptation with newly hatched chicks. *Developmental Psychobiology,* 1969, *2,* 43–53.

Rovee-Collier C. The capacity for long-term memory in infancy. *Current Directions in Psychological Science,* 1993, *2,* 130–135.

Rovee-Collier C., & Hayne H. Reactivation of infant memory: Implications for cognitive development. *Advances in Child Development and Behavior,* 1987, *20,* 185–238.

Rowell T. E. Agonistic noises of the rhesus monkeys *(Macaca mulatto). Symposium of the Zoological Society of London,* 1962, *8,* 91–96.

Royden C. S., & Hildreth E. C. Differential effects of shared attention on perception of heading and 3-D object motion. *Perception & Psychophysics,* 1999, *61,* 120–133.

Rozin P., Gruss L., & Berk G. Reversal of innate aversions: Attempts to induce a preference for chili peppers in rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology,* 1979, *93,* 1001–1014.

Rubin D. S., Groth E., & Goldsmith D. J. Olfactory cuing of autobiographical memory. *American Journal of Psychology.* 1984, *97,* 493–507.

Rubin E. Figure and ground. In D. C. Beardslee & M. Wertheimer (Eds.), *Readings in perception.* New York: D. Van Nostrand, 1958. Based on an abridged translation by Michael Wertheimer of pp. 35–101 of Rubin E., *Visuell wahrgenommene Figuren* (translated by Peter Collett into German from the Danish *Synsoplevede Figurer,* Copenhagen; Gyldendalske, 1915). Copenhagen: Gyldendalske, 1921.

Rubin M. L., & Walls G. L. *Fundamentals of visual science.* Springfield, IL: Charles C. Thomas, 1969.

Rubin N., Nakayama K., & Shapley R. Enhanced perception of illusory contours in the lower versus upper hemi-fields. *Science,* 1996, *271,* 651–653.

Ruckmick C. A. A new classification of tonal qualities. *Psychological Review,* 1929, *36,* 172–180.

Ruggero M. A. Cochlear delays and traveling waves: Comments on experimental look at cochlear mechanics. *Au-diology,* 1994, *33,* 131–142.

Ruggero M. A., Rich N. C., & Recio A. The effect of intense acoustic stimulation on basilar-membrane vibrations. *Auditory Neuroscience*, 1996, *2*, 329–345.

Rumelhart D. E., & McClelland J. L. *Parallel distributed processing: Explorations in the microstructure of cognition,!. Foundations*. Cambridge, MA: MIT Press, 1986.

Runeson S., & Frykholm G. Kinematic specifications of dynamics as an informational basis for person-and-action perception: Expectation, gender recognition, and deceptive intention. *Journal of Experimental Psychology: General*, 1983, *112*, 585–615.

Rushton W. A. H. Visual pigments in man. *Scientific American*, 1962, *207*, 120–132.

Russell B. A. *A history of western philosophy*. New York: Simon & Schuster, 1945.

Russell M. J. Human olfactory communication. *Nature*, 1976, *260*, 520–522.

Russell M. J., Switz G. M., & Thompson K. Olfactory influence on the human menstrual cycle. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, 1980, *13*, 737–738.

Ruttiger L., Braun D. I., Gegenfurtner K. R., Peterson D., Schonie P., & Sharpe L. T. Subjective color constancy deficits after circumscribed unilateral brain lesions. *The Journal of Neuroscience*, 1999, *19*, 3094–3106.

Rymer W. Z., & D'Almeida A. Joint position sense: The effects of muscle contraction. *Brain*, 1980, *103*, 1–22.

Sacks O. A neurologist's notebook. *The New Yorker*, May 10,1993, pp. 59–73.

Sacks O. *An anthropologist on Mars*. New York: Alfred A. Knopf, 1995.

Sacks O., & Wasserman R. The case of the colorblind painter. *New York Review of Books*, November 19, 1987, 25–34.

Sadza K. J., & de Weert C. M. M. Influence of color and luminance on the Muller-Lyer illusion. *Perception & Psycbophysics*, 1984, *35*, 214–220.

Safire W. On language. The *New York Times Magazine*, May 27, 1979, pp. 9–10.

Safire W. On language. *The New York Times Magazine*, January 23, 1994, pp.14–16.

Sakata H., Taira M., Kusunoki M., Murata. A., & Tanaka Y. The parietal association cortex in depth perception and visual control of hand action. Paper delivered at the 1996 Annual Meeting of the European Neuroscience Association, Strasbourg.

Salapatek P. The *visual investigation of geometric pattern by one- and two-month-old infants*. Paper read at the annual meeting of the American Association for the Advancement of Science, Boston, December, 1969.

Salapatek P. Pattern perception in early infancy. In L. B. Cohen & P. Salapatek (Eds.), *Infant perception: From sensation to cognition, Volume 1*. New York: Academic Press, 1975.

Salapatek P., & Kessen W. Visual scanning of triangles by the human newborn. *Journal of Experimental Child Psychology*, 1966, *3*, 113–122.

Salapatek P., & Kessen W. Prolonged investigation of a plane geometric triangle by the human newborn. *Journal of Experimental Child Psychology*, 1973, *15*, 22–29.

Saladana H. M., & Rosenblum L. D. Visual influences on auditory pluck and bow judgments. *Perception & Psy-chopbysics*, 1993, *54*, 406–416.

Saizman C. D., & Newsome W. T. Neural mechanisms for forming a perceptual decision. *Science*, 1994, *264*, 231–237.

Samuel A. G. Red herring detectors and speech perception: In defense of selective adaptation. *Cognitive Psychology*, 1986, *18*, 452–499.

Samuel A. G. Insights from a failure of selective adaptation: Syllable-initial and syllable-final consonants are different. *Perception & Psycbophysics,* 1989, *45,* 485–493.
Samuels C. A., Butterworth G., Roberts T., Graupner L., & Hole G. Facial aesthetics: Babies prefer attractiveness to symmetry. *Perception,* 1994, *23,* 823–831.
Sarkar A. Eating and smell. *The New York Times* (letter to food editor). March 5, 1997 p. C3.
Sawusch J. R., &Jusczyk P. W. Adaptation and contrast in the perception of voicing. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance,* 1981, *7,* 408–421.
Scariano A. Where time comes from. *The New York Times* (Book Review, Section 7; letter to the editor), July 21, 1991 p.4.
Schab F. R. Odors and the remembrance of things past.*Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition,* 1990, *16,* 648–655.
Schab F. R. Odor memory: Taking stock. *Psychological Bulletin,* 1991, *109,* 242–251.
Schachat A. P. Common problems associated with impaired vision: Cataracts and age-related macular degeneration (Chapter 97). In L. R. Barker J. R. Burton, & Zieve P. D. (Eds.), *Principles of ambulatory medicine* (4th Ed.). Baltimore, MD: Williams & Wilkins, 1995.
Schaeffel F., Glasser A., & Howland H. C. Accommodation, refractive error and eye growth in chickens. *Vision Research,* 1988, *28,* 639–657.
Schapf J. L., Kraft T. W., & Baylor D. A. Spectral sensitivity of human cone photoreceptors. *Nature,* 1987, *325,* 439–441.
Scharf B. *Experimental sensory psychology.* Glenview, IL: Scott, Foresman, 1975.
Scharf B., & Buus S. Audition I: Stimulus, physiology, thresholds. In K. R. Boff, L. Kaufman, & J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance. Volume I: Sensory processes and perception.* New York: Wiley, 1986.
Scharf B., & Houtsma A. J. M. Audition II: Loudness, pitch, localization, aural distortion, pathology. In K. R. Boff, L. Kaufman, & J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance. Volume I: Sensory processes and perception.* New York: Wiley, 1986.
Schendel J. D., & Shaw P. A test of the generality of the word-context effect. *Perception & Psychopbysics,* 1976, *19,* 383–393.
Schibler U. Heartfelt enlightenment. *Nature,* 2000, *404,* 25–28.
Schiff W. The perception of impending collision: A study of visually directed avoidant behavior. *Psychological Monographs,* 1965, *79* (Whole No. 604).
Schiff W. *Perception: An applied approach.* Boston; Houghton Mifflin, 1980.
Schiff W., Caviness J. A., & Gibson J. J. Persistent fear responses in rhesus monkeys to the optical stimulus of «looming». *Science,* 1962, *136,* 982–983.
Schiffman H. R. Size-estimation of familiar objects under informative and reduced conditions of viewing. *American Journal of Psychology,* 1967, *80,* 229–235.
Schiffman H. R. Depth perception of the Syrian hamster as a function of age and photic conditions of *rearing.Journal of Comparative and Physiological Psychology,* 1971, *76,* 491–495.
Schiffman H. R. Some components of sensation and perception for the reading process. *Reading Research Quarterly,* 1972, *VII,* 588–612.

Schiffman H. R., & Bobko D. J. Effects of stimulus complexity on the perception of brief temporal intervals. *Journal of Experimental Psychology*, 1974, *103*, 156–159.

Schiffman H. R., & Bobko D. J. The role of number and familiarity of stimuli in the perception of brief temporal intervals. *American Journal of Psychology*, 1977, *90*, 85–93.

Schiffman H. R., & Thompson J. G. The role of apparent depth and context in the perception of the Ponzo illusion. *Perception*, 1978, 7, 47–50.

Schiffman N. Sound localization difficulties of a monaural listener: Personal communication, 1994.

Schiffman N., & Greist-Bousquet S. The effect of task interruption and closure on perceived duration. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 1992, *30*, 9–11.

Schiffman S. S. *The range of gustatory quality: Psychophys-ical and neural approaches*. First Congress of the European Chemoreception Research Organization. University de Paris. Sud, Campus d'Orsay. July 1974(a).

Schiffman S. S. Physiochemical correlates of olfactory quality. *Science*, 1974, *185*, 112–117(b).

Schiffman S. S. Personal communication, 1975.

Schiffman S. S. Taste and smell in disease. *New England Journal of Medicine*, 1983, *308*, 1275–1279, 1337–1343.

Schiffman S. S. The use of flavor to enhance efficacy of reducing diets. *Hospital Practice*, 1986, *21*, 44H-44R.

Schiffman S. S. Recent developments in taste enhancement. *Flavor Trends & Technologies*, 1987, *41*, 72–73, 124.

Schiffman S. S. Personal communication, 1988.

Schiffman S. S. Perception of taste and smell in elderly persons. *Critical Review of Food Science and Nutrition*, 1993, *33*, 39–44.

Schiffman S. S. Taste and smell losses in normal aging and disease. *Journal of the American Medical Association*, 1997, *278*, 1357–1362.

Schiffman S. S., Booth B. J., Losee M. L., Pecore S. D., & Warwick Z. S. Bitterness of sweeteners as a function of concentration. *Brain Research Bulletin*, 1995, *36*, 505–513.

Schiffman S. S., & Gatlin C. A. Clinical physiology of taste and smell. *Annual Review of Nutrition*, 1993, *13*, 405–436.

Schiffman S. S., Hornack K., & Reilly D. Increased taste thresholds of amino acids with age. *American Journal of Clinical Nutrition*, 1979, *32*, 1622–1627.

Schiffman S. S., Moss J., & Erickson R. P. Thresholds of food odors in the elderly. *Experimental Aging Research*, 1976, *2*, 389–398.

Schiffman S. S., Sattely-Miller E. A., Zimmerman I. A., Graham B. G., & Erickson R. P. Taste perception of monosodium glutamate (MSG) in foods in young and elderly subjects. *Physiology and Behavior*, 1994, *56*, 265–275.

Schiller P. H. The ON and OFF channels of the visual system. *Trends in Neuroscience*, 1992, *15*, 86–92.

Schiller P. H., & Wiener M. Binocular and stereoscopic viewing of geometric illusions. *Perceptual and Motor Skills*, 1962, *15*, 739–747.

Schlaug G., Lutz J., Huang Y., & Steinmetz H. In vivo evidence of structural brain asymmetry in musicians. *Science*, 1995, *267*, 699–701.

Schlosberg H. Stereoscopic depth from single pictures. *American Journal of Psychology*, 1941, *54*, 601–605.

Schluroff M. Pupil responses to grammatical complexity of sentences. *Brain and Language*, 1982, *17*, 133–145.

Schmuckler M. A. Children's postural sway in response to low- and high-frequency visual information for oscillation. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 1997, *23*, 528–545.

Schmuckler M. A. Music cognition and performance: An introduction. *Canadian Journal of Experimental Psychology*, 1997, *51*, 265–267.

Schmuckler M. A. Testing models of melodic contour similarity. *Music Perception*, 1999, *16*, 295–326.

Schmuckler M. A., & Li N. S. Looming responses to obstacles and apertures; The role of accretion and deletion of background texture. *Psychological Science*, 1998, *9*, 49–52.

Schmuckler M. A., & Proffitt D. R. Infants' perception of kinetic depth and stereokinetic displays. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 1994, *20*, 122–130.

Schnapf J. L., & Baylor D. A. How photoreceptor cells respond to light. *Scientific American*, 1987, *256*, 40–47.

Schnapf J. L., Kraft T. W., & Baylor D. A. Spectral sensitivity of human cone photoreceptors. *Nature*, 1987, 325, 439–441.

Schneider G. E. Two visual systems. *Science*, 1969, *163*, 895–902.

Schouten J. F. Subjective stroboscopy and a model of visual movement detectors. In W. Wathen-Dunn (Ed.), *Models for the perception of speech and visual form*. Cambridge, MA: MIT Press, 1967.

Schroots, J. F., & Birren J. E. Concepts of time and aging in science. In J. E. Birren & K. W. Schaie (Eds.), *Handbook of the psychology of aging* (3rd ed.). San Diego: Academic Press, 1990.

Scott T. R., & Plata-Salaman C. R. Coding of taste quality. In T. V. Getchell R. L. Doty L. M. Bartoshuk, & J. B. Snow, Jr. (Eds.), *Smell and taste in health and disease*. New York: Raven Press, 1991.

Scott T. R., & Chang F.-C. T. The state of gustatory neural coding. *Chemical Senses*, 1984, *8*, 297–314.

Sedgwick H. A. Space perception. In K. R. Boff, L. Kaufman, & J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance. Volume I: Sensory processes and perception*. New York: Wiley, 1986.

Sekuler R., & Blake R. Sensory underload. *Psychology Today*, 1987, *21*, 48–53.

Sekuler R., Hutman L. P., & Owsley C. J. Human aging and spatial vision. *Science*, 1980, *209*, 1255–1256.

Senden M. von. *Space and sight: The perception of space and shape in congenitally blind patients before and after operation*. London: Methuen, I960.

Seppa N. Tinnitus location found in the brain. *Science News*, 1998, *153*, 53.

Severe R. Obituary for Morris K. Udall, *New York Times* p. B9, December 14, 1998.

Seyforth R. M., Cheney D. L., & Marler P. Monkey responses to three different alarm calls: Evidence of predator classification and semantic communication. *Science*, 1980, *270*, 801–803.

Shapley R. The mind's eye of the beholder. *Nature,* 1998, *395,* 845–846.
Sharma J., Angelucci A., & Sur M. Induction of visual orientation modules in auditory cortex. *Nature,* 2000, *404,* 841–847.
Sharp W. L. The floating-finger illusion. *Psychological Review,* 1928, *35,* 171–173.
Shaywitz S. E., Shaywitz B. A., Pugh K. R., Fulbright R. K., Constable R. T., Menel W. E., Shankweiler D. P., Liberman A. M., Skudlarski P., Fletcher J. M., Katz L., Marchione K. E., Lacadie C., Gateby C., & Gore J. C. Functional disruption in the organization of the brain for reading in dyslexia. *Proceedings of the National Academy of Science,* 1998, *95,* 2636–2641.
Shepard R. N. Recognition memory for words, sentences, and pictures. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior,* 1967, *6,* 156–163.
Shepard R. N. Psychophysical complementarity. In M. Kubovy & J. R. Pomeranz (Eds.), *Perceptual organization.* Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum, 1981.
Sherif M. The *psychology of social norms.* New York: Harper & Row, 1936.
Sherrick C. E., & Cholewiak R. W. Cutaneous sensitivity. In K. R. Boff, L. Kaufman, & J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance. Volume L Sensory processes and perception.* New York: John Wiley, 1986.
Sherman S. Time in teaching, teaching in time. *Academe,* 1996 (September/October), 35–39 (Also in *University of Chicago Magazine,* October 1994).
Shimizu Y. Tactile display terminal for the visually handicapped. *Displays,* 1986, 7, 116–120.
Shimizu Y., Saida S., & Shimura H. Tactile pattern recognition by graphic display: Importance of 3-D information for haptic perception of familiar objects. *Perception & Psychophysics,* 1993, *53,* 43–48.
Shinkman P. G. Visual depth discrimination in day-old chicks. *Journal of Comparative and Physiological Psychology,* 1963, *56,* 410–414.
Shinomori K., Spillman L., & Werner J. S. S-cone signals to temporal OFF-channels: asymmetrical connections to postretinal chromatic mechanisms. *Vision Research,* 1999, *39,* 39–49.
Shiaer R. An eagle's eye: Quality of the retinal image. *Science,* 1972, *176,* 920–922.
Shors T. J., Wright K., & Greene E. Control of interocular suppression as a function of differential image blur. *Vision Research,* 1992, *32,* 1169–1175.
Sidtis J. J., & Bryden M. P. Asymmetrical perception of language and music: Evidence for independent processing strategies. *Neuropsycbologia,* 1978, *16,* 627–632.
Silver W. L. The common chemical sense. In T. E. Finger & W. L. Silver (Eds.), *Neurobiology of taste and smell.* New York: John Wiley, 1987.
Silver W. L., & Finger T. E. The trigeminal system. In T. V. Getchell, R. L. Doty, L. M. Bartoshuk, & J. B. Snow, Jr. (Eds.), *Smell and taste in health and disease.* New York: Raven Press, 1991.
Silver W. L., & Maruniak J. A. Trigeminal chemoreception in the nasal and oral cavities. *Chemical Senses,* 1981, *6,* 295–305.
Silverstein R. M. Pheromones: Background and potential for use in insect pest control. *Science,* 1981, *213,* 1326–1332.
Simmons F. B., Epiey J. M., Lummis R. C., Guttman N., Frishkopf L. S., Harmon L. D., & Zwicker E. Auditory nerve: Electrical stimulation in man. *Science,* 1965, *148,* 104–106.

Simmons J. A. The sonar receiver of the bat. *Annals of the New York Academy of Sciences,* 1971, *188,* 161–174.

Simmons J. A., Fenton M. B., & O'Farrell J. Echolocation and pursuit of prey by bats. *Science,* 1979, *203,* 16–21.

Simon H. A. An information-processing explanation of some perceptual phenomena. *British Journal of Psychology,* 1967, *58,* 1–12.

Sinai M. J., Ooi T. L., Zijiang J. H. Terrain influences the accurate judgment of distance. *Nature,* 1998, *395,* 497–500.

Sivian L. J., & White S. D. On minimum audible sound fields. *Journal of the Acoustical Society of America,* 1933, *4,* 288–321.

Slattery, III W. H., & Middlebrooks J. C. Monaural sound localization: Acute versus chronic unilateral impairment. *Hearing Research,* 1994, *75,* 38–46.

Sloboda J. A. *The musical mind: The cognitive psychology of music (Oxford* Psychology Series No. 5). Oxford: Oxford University Press, 1985.

Smith D. V. Brainstem processing of gustatory information. In D. W. Pfaff (Ed.), *Taste, olfaction, and the central nervous system.* New York: Rockefeller University Press, 1984.

Smith D. V., & McBurney D. H. Gustatory cross-adaptation: Does a single mechanism code the salty taste? *Journal of Experimental Psychology,* 1969, *80,* 101–105.

Smith J. *Senses and sensibilities.* New York: Wiley, 1989.

Smith J. D. Conflicting aesthetic ideals in a musical culture. *Music Perception,* 1987, *4,* 373–391.

Smith K. U., Thompson G. F., & Roster H. Sweat in schizophrenic patients: Identification of the odorous substance. *Science,* 1969, *166,* 398–399.

Smith K. H., & Rogers M. Effectiveness of subliminal messages in television commercial: Two experiments. *Journal of Applied Psychology,* 1994, *79,* 866–874.

Snow J. B., Jr., Doty R. L., & Bartoshuk L. M. Clinical evaluation of olfactory and gustatory disorders. In T. V. Getchell, R. L. Doty, L. M. Bartoshuk, & J. B. Snow, Jr. (Eds.), *Smell and taste in health and disease.* New York: Raven Press, 1991.

Snyder F. W., & Pronko N. H. *Vision with spatial inversion.* Wichita, KS: University of Wichita Press, 1952.

Snyder S. H. The brain's own opiates. *Chemical & Engineering News,* 1977, 55, 26–35.

Sobel N., Khan R. M., Saltman A., Sullivan E. V., & Gabrieli J. D. E. The world smells different to each nostril. *Nature,* 1999, *402,* 35.

Sokol S., Moskowitz A., & Hansen V. Electrophysiologi-cal evidence for the oblique effect in human infants. *Investigative Ophthalmology & Visual Science,* 1987, *28,* 731–735.

Solomon A. Defiantly deaf. *The New York Times Magazine,* August 28, 1994 p. 44.

Soderfeldt B., Ingvar M., Ronnberg J., Eriksson L., Serrander M., & Stone-Elander S. Signed and spoken language perception studied by positron emission tomography. *Neurology,* 1997, *49,* 82–87.

Spear P. D., Penrod S. D., & Baker T. B. *Psychology: Perspectives on behavior.* New York: Wiley, 1988.

Sperling G., Landy M. S., Dosher B. A., & Perkins M. E. Kinetic depth effect and identification of shape. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance,* 1989, *15,* 826–840.

Sperry R. W. Mechanisms of neural maturation. In S. S. Stevens (Ed.), *Handbook of experimental psychology*. New York: Wiley, 1951.

Spigel I. M. *Visually perceived movement*. New York: Harper & Row, 1965.

Spivey-Knowlton M. J., & Bridgeman B. Spatial context affects the Poggendorff illusion. *Perception & Psycho-physics*, 1993, *53*, 467–474.

Spreen O., Spellacy F. J., & Reid J. R. The effect ofinter-stimulus interval and intensity on ear asymmetry for nonverbal stimuli in dichotic listening. *Neuropsycholo-gia*, 1970, *8*, 245–250.

Springer S. P., & Deutsch G. *Left brain, right brain* (rev. ed.). New York: W. H. Freeman, 1985.

Springer S. P., & Deutsch G. *Left brain, right brain* (4th ed.). New York: W. H. Freeman, 1993.

Srinivasan M. V. Distance perception in insects. *Current Directions in Psychological Science*, 1992, *1*, 22–26.

Stapel D. A., & Koomen W. Social categorization and perceptual judgment of size: When perception is social. *Journal of Personality and Social Psychology*, 1997, *73*, 1177–1190.

Steel K. P. A new era in the genetics of deafness. *The New England Journal of Medicine*, 1998, *335*, 1545–1547.

Stein B. E., & Meredith M. A. *The merging of the senses*. Cambridge, MA: MIT Press, 1993.

Stein J., & Walsh V. To see but not to read: The magno-cellular theory of dyslexia. *Trends in Neuroscience*, 1997, *20*, 147–152.

Steinberg A. Changes in time perception induced by an anaesthetic drug. *British Journal of Psychology*, 1955, *46*, 273–279.

Steinman R. M. Eye movement. *Vision Research*, 1986, *26*, 1389–1400.

Stern J. A., & Strock B. D. Oculomotor activity and user— system interaction in the workplace. In A. Gale & B. Christie (Eds.), *Psycbopbysiology and the electronic workplace*. New York: Wiley, 1987.

Stern K., & McClintock M. K. Regulation of ovulation by human pheromones. *Nature*, 1998, *392*, 177–179.

Sternbach R. A., & Tursky B. Ethnic differences among housewives in psychophysical and skin potential responses to electric shock. *Psychopbysiology*, 1965, *1*, 24–246.

Stevens J. C. Perceived roughness as a function of body locus. *Perception & Psychophysics*, 1990, *47*, 298–304.

Stevens J. C., Foulke E., & Patterson M. Q. Tactile acuity, aging, and Braille reading in long-term blindness. *Journal of Experimental Psychology: Applied*, 1996, *2*, 91–106.

Stevens J. K., Emerson R. S., Gerstein G. L., Kallos T., Neufeld G. R., Nichols C. W., & Rosenquist A. C. Paralysis of the awake human: Visual perceptions. *Vision Research*, 1976, *16*, 93–98.

Stevens S. S. The relation of pitch to intensity. *Journal of the Acoustical Society of America*, 1935, *6*, 150–154.

Stevens S. S. To honor Fechner and repeal his law. *Science*, 1961, *133*, 80–86(a).

Stevens S. S. Psychophysics of sensory function. In W. A. Rosenblith (Ed.), *Sensory Communication*. Cambridge, MA: MIT Press, 1961(b).

Stevens S. S. Neural events and the psychophysical law. *Science,* 1970, *170,* 1043–1050.
Stevens S. S. *Psychophysics: Introduction to its perceptual, neural and social prospects.* New York: John Wiley, 1975.
Stevens S. S., & Davis H. *Hearing.* New York: Wiley, 1938.
Stevens S. S., & Volkmann J. The relation of pitch to frequency. *American Journal of Psychology,* 1940, 53, 329–356.
Stevens S. S., & Warshofsky F. *Sound and hearing.* New York: Life Science Library, 1965.
Stoddart D. M. Follow your nose: Review of «Smell: The secret seducer». *The New York Times Book Review,* 1997 (September 28) p. 30.
Stoerig P., & Cowey A. Blindsight in man and monkey. *Brain,* 1997, *120,* 535–559.
Stone R. A. Neural mechanisms and eye growth control. In T. Tokoro (Ed.), Myopia updates. *Proceedings of the 6th International Conference on Myopia.* 1997, 241–254.
Stork D. G., & Rocca C. Software for generating autoran-dom-dot stereograms. *Behavior Research Methods, Instruments and Computers,* 1989, *21,* 525–534.
Stratton G. M. Some preliminary experiments on vision without inversion of the retinal image. *Psychological Review,* 1896, *3,* 611–617.
Stratton G. M. Upright vision and the retinal image. *Psychological Review,* 1897, *4,* 182–187(a).
Stratton G. M. Vision without inversion of the retinal image. *Psychological Review,* 1897, *4,* 341–360(b).
Stroop J. R. Studies of interference in serial verbal reactions. *Journal of Experimental Psychology,* 1935, *18,* 643–662.
Stroop J. R. Factors affecting speed in serial verbal reactions. *Psychological Monographs: General & Applied,* 1938, *50,* 38–48.
Stypulkowski P. H. Mechanisms of salicylate ototoxicity. *Hearing Research,* 1990, *46,* 113–146.
Summerfield O. Lipreading and audio-visual speech perception. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B),* 1992, *335,* 71–78.
Supra M., Cotzin M. E., & Dallenbach K. M. «Facial vision»: The perception of obstacles by the blind. *American Journal of Psychology,* 1944, *57,* 133–183.
Suskind P. *Perfume* (J. E. Woods, Trans.). New York: Alfred A. Knopf, 1986.
Suto Y. The effect of space on time estimation (S effect) in tactual space. II: The role of vision in the S effect upon the skin. *Japanese Journal of'Psychology,* 1955, *26,* 94–99.
Suzuki K. Moon illusion simulated in complete darkness; Planetarium experiment reexamined. *Perception & Psy-chophysics,* 1991, *49,* 349–354.
Suzuki K. The role of binocular viewing in a spacing illusion arising in a darkened surround. *Perception,* 1998, *27,* 355–361.
Suzuki K., & Arashida R. Geometrical haptic illusions revisited: Haptic illusions compared with visual illusions. *Perception & Psychophysics,* 1992, *52,* 329–335.
Svaetichin G. Spectral response curves of single cones. *Acta Physiologica Scandinavica,* 1956, 1, 93–101.
Szabo S., Bujas Z., Ajdukovic D., Mayer D., & Vodanovic M. Influence of the intensity of NaCl solutions on adaptation degree and recovery time course. *Perception & Psychophysics,* 1997, *59,* 180–186.

Taddese A., Nah S. Y., & McCleskey E. W. Selective opi-oid inhibition of small nociceptive neurons. *Science,* 1995, *270,* 1366–1369.

Tang N. M., Dong H. W., Wang X. M., Tsui Z. C., & Han J. S. Cholecystokinin antisense RNA increases the analgesic effect induced by electroacupuncture or low dose morphine. *Pain,* 1997, *71,* 71–80.

Tarr M. Rotating objects to recognize them: A case study on the role of viewpoint dependency in the recognition of three-dimensional objects. *Psychonomic Bulletin and Review,* 1995, *2,* 55–82.

Taub E. Prism compensation as a learning phenomenon: A phylogenetic perspective. In S. J. Freedman (Ed.), The *neuropsycbology of spatially oriented behavior.* Homewood, IL: Dorsey, 1968.

Taylor D. W., & Boring E. G. The moon illusion as a function of binocular regard. *American Journal of Psychology,* 1942, *55,* 189–201.

Taylor H. R., West S. K., Rosenthal F. S., Mufioz B., Newland H. S., Abbey H., & Emmett E. A. Effect of ultraviolet radiation on cataract formation. *New England Journal of Medicine,* 1988, *319,* 1429–1440.

Taylor W., Pearson J., Mair A., & Burns W. Study of noise and hearing in jute weaving. *Journal of the Acoustical Society of America,* 1965, *38,* 113–120.

Teghtsoonian R. On the exponents in Stevens' law and the constant in Ekman's law. *Psychological Review,* 1971, *78,* 71–80.

Teghtsoonian R., & Teghtsoonian M. Two varieties of perceived length. *Perception & Psycbopbysics,* 1970, *8,* 389–392.

Terhardt E. The two-component theory of musical consonance. In E. F. Evans & J. P. Wilson (Eds.), *Psychophysics and physiology of hearing.* New York: Academic Press, 1977.

Terman W., Shavit Y., Lewis J. W., Cannon J. T., & Liebeskind J. C. Intrinsic mechanisms of pain inhibition: Activation by stress. *Science,* 1984, *226,* 1270–1277.

Teuber M. L. Sources of ambiguity in the parts of Maurits C. Escher. *Scientific American,* 1974, *231,* 90–104.

Theberge J. B. Wolf music. *Natural History,* 1971, *80,* 37–42.

Thomas E. A. C., & Brown I. Time perception and the filled duration illusion. *Perception &Psychophysics,* 1974, *16,* 449–458.

Thomas E. A. C., & Weaver W. B. Cognitive processing and time perception. *Perception & Psychophysics,* 1975, *17,* 363–367.

Thomas J. Mohindra I., & Held R. Strabismic amblyopia in infants. *American Journal ofOptometry & Physiological Optics,* 1979, *56,* 197–201.

Thompson P. Margaret Thatcher—a new illusion. *Perception,* 1980, *9,* 482^84.

Thompson R. F. The *brain: An introduction to neuroscience.* New York: W. H. Freeman, 1985.

Thompson R. F. *The brain: A neuroscience primer* (2nd ed.). New York: W. H. Freeman, 1993.

Thor D. H. Diurnal variability in time estimation. *Perceptual and Motor Skills,* 1962, *15,* 451–454.

Thouless R. H. Phenomenal regression to the real object. *British Journal of Psychology,* 1931, *21,* 338–359.

Todd J. T., & Akerstrom R. A. Perception of three-dimensional form from patterns of optical texture. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance,* 1987, *13,* 242–255.

Tolansky S. *Optical illusions.* Oxford: Pergamon, 1964.

Tong F., Nakayama K., Vaughan J. T., & Kanwisher N. Binocular rivalry and visual awareness in human extra-striate cortex. *Neuron,* 1998, *21,* 753–759.

Tootell R. B. H., & Hadjikhani N. Attention: Brains at Work! *Nature Neuroscience,* 2000, *3,* 206–209.

Toppino T. S., & Long G. Selective adaptation with reversible figures: Don't change that channel. *Perception & Psychophysics,* 1987, *42,* 37–38.

Townshend B., Cotter N., van Compernolle D., & White R. L. Pitch perception of cochlear implant subjects. *Journal of the Acoustical Society of America,* 1987, *82,* 106–115.

Tramo M. J. Split-brain studies of music perception and cognition. *Contemporary Music Review,* 1993, *9,* 113–121.

Tramo M. J., & Bharucha J. J. Musical priming by the right hemisphere post-callosotomy. *Neuropsycbologia,* 1991, *29,* 313–325.

Tramo M. J., Bharucha J. J., & Musiek F. E. Music perception and cognition following bilateral lesions of auditory cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience,* 1990, *2,* 195–212.

Trefil J. Which way does time fly? The *New York Times* (Book Review, Section 7), June 23, 1991, p. 6.

Treisman A. Properties, parts, and objects. In K. R. Boff, L. Kaufman, & J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance, Vol. IL Cognitive processes and performance.* New York: Wiley, 1986.

Treisman M. Temporal discrimination and the indifference interval: Implications for a model of the «internal *clock.» Psychological Monographs,* 1963, *77* (Whole No. 576).

Treisman M. Motion sickness: An evolutionary hypothesis. *Science,* 1977, *197,* 493–495.

Treue S., Hoi K., & Rauber H. Seeing multiple directions of motion—physiology and psychophysics. *Nature Neuroscience,* 2000, *3,* 270–276.

Trevarthen C. B. Two mechanisms of vision in primates. *Psychologische Forscbung,* 1968, *31,* 229–337.

Trotter Y., Celebrini S., Stricanne B., Thorpe S., & Imbert M. Modulation of neural stereoscopic processing in primate area VI by the viewing distance. *Science,* 1992, *257,* 1279–1281.

Tse P. U. Illusory volumes from conformation. *Perception,* 1998, *27,* 977–992.

Tumosa N., Tieman S. B., & Hirsch H. B. Unequal alternating monocular deprivation causes asymmetric visual fields in cats. *Science,* 1980, *208,* 421–423.

Turetsky B. I., Moberg P. J., Yousem D. M., Doty R. L., Arnold S. E., & Gur R. E. Reduced olfactory bulb volume in patients with schizophrenia. *American Journal of Psychiatry,* 2000, *157,* 828–830.

Turk D. C., & Rudy T. E. Cognitive factors and persistent pain: A glimpse into Pandora's box. *Cognitive Therapy and Research,* 1992, *16,* 99–122.

Turvey M. T. Dynamic touch. *American Psychologist,* 1996, *51,* 1134–1152.

Tyler C. W., & Clarke M. B. The autostereogram. In J. O. Merritt & S. S. Fisher (Eds.), Stereoscopic displays and applications. *Proceedings of SPIE—The International Society for Optical Engineering*, 1990, *1256*, 182–197.

Ullman S. Tacit assumptions in the computational study of vision. In A. Gorea (Ed.), *Representations of vision*. Cambridge, MA: Cambridge University Press, 1991.

Ullman S. Against direct perception. *The Behavioural and Brain Sciences*, 1980, *3*, 373–415.

Umemoto T., The psychological structure of music. *Music Perception*, 1990, *8*, 115–128.

Underwood G. Attention and perception of duration during encoding and retrieval. *Perception*, 1975, *4*, 291–296.

Uttal W. R. *The psycbobiology of sensory coding*. New York: Harper & Row, 1973.

Uttal W. R., Baruch T., & Alien L. The effect of combinations of image degradations in a discrimination task. *Perception & Psychophysics*, 1995, *57*, 668–681.

Valenta J. G., & Rigby M. K. Discrimination of the odor of stressed rats. *Science*, 1968, *161*, 599–601.

Van Toller C., Kirk-Smith M. D., Wood N., Lombard J., & Dodd G. H. Skin conductance and subjective assessments associated with the odour of 5-^{a}androstan-3-one. *Journal of Biological Psychology*, 1983, *16*, 85–107.

Varner D., Cook J. E., Schneck M. E., McDonald M., & Teller D. Tritan discriminations by 1- and 2-month-old human infants. *Vision Research*, 1985, *6*, 821–831.

Veraart C., & Wanet-Defalque M.-C. Representation oflo-comotor space by the blind. *Perception & Psychophysics*, 1987, *42*, 132–139.

Verfaillie K. Variant points of view on viewpoint invari-ance. *Canadian Journal of Psychology*, 1992, *46*, 215–235.

Verfaillie K. Orientation-dependent priming effects in the perception of biological motion. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Perception*, 1993, *19*, 992–1013.

Verfaillie K., & Boutsen L. A corpus of 714 full-color images of depth-rotated objects. *Perception & Psychophysics*, 1995, *57*, 925–961.

Verrillo R. T. Cutaneous sensations. In B. Scharf(Ed.), *Experimental sensory psychology*. Glenview, IL: Scott, Foresman, 1975.

Vertosick R. *When the air hits your brain: Tales ofneurosurgery*. New York: Ballantine Books, 1997.

Vickers Z. M. Sensory, acoustical, and force-deformation measurements of potato chip crispness. *Journal of Food Science*, 1987, *52*, 138–140.

Vierling J. S., & Rock J. Variations of olfactory sensitivity to Exaltolide during the menstrual cycle. *Journal of Applied Physiology*, 1967, *22*, 311–315.

Vogel G. Red pepper receptor could manage pain. *Science*, 2000, *288*, 241–242.

Vogel S. *Cat's paws and catapults*. New York: W.W. Norton, 1998.

Vokey J. R., & Read J. D. Subliminal messages: Between the devil and the media. *American Psychologist*, 1985, *40*, 1231–1239.

Vroon P. *Smell: The secret seducer*. New York: Farrar, Straus & Giroux, 1997.

Wade N. Op art and visual perception. *Perception*, 1978, *7*, 47–50.

Wade N. J. A note on the discovery of subjective colours. *Vision Research*, 1977, *17*, 671–672.

Wagner H. G., MacNichol E. F., & Wolbarsht M. L. The response properties of single ganglion cells in the goldfish retina. *Journal of'General Physiology,* 1960, *43,* 45–62.

Walcott C., Gould J. L., & Kirschvink J. L. Pigeons have magnets. *Science,* 1979, *205,* 1027–1028.

Wald G. Human vision and the spectrum. *Science,* 1945, *101,* 653–658.

Wald G. Eye and camera. *Scientific American,* 1950, *183,* 32–41.

Wald G. Life and light. *Scientific American,* 1959, *201,* 92–108.

Waldvogel J. A. The bird's eye view. *American Scientist,* 1990, *78,* 342–353.

Walk R. D. The study of visual depth and distance perception in animals. In D. S. Lehrman R. A. Hinde, & E. Shaw (Eds.), *Advances in the study of behavior.* New York: Academic Press, 1965.

Walk R. D. Depth perception and experience. In R. D. Walk, & H. L. Pick (Eds.), *Perception and experience.*. New York: Plenum, 1978.

Walk R. D., & Gibson E. J. A comparative and analytical study of visual depth perception. *Psychological Monographs,* 1961, *75,* 15 (Whole No. 519).

Walk R. D., Trychin S., & Karmel B. Z. Depth perception in the dark-reared rat as a function of time in the dark. *Psychonomic Science,* 1965, *3,* 9–10.

Walker J. The amateur scientist (visual illusions that can be achieved by putting a dark filter over one eye). *Scientific American,* 1978, *238,* 142–153.

Walker J. L. Time estimation and total subjective time. *Perceptual and Motor Skills,* 1977, *44,* 527–532.

Walker-Andrews A. S. Intermodal perception of expressive behaviors: Relation of eye and voice. *Developmental Psychology,* 1986, *22,* 373–377.

Walker-Andrews A. S. Infant's perception of the affor-dances of expressive behaviors. In C. Rovee-Collier & L. P. Lipsett (Eds.), *Advances in infancy research. Volume* 6. Norwood, NJ: Ablex, 1989.

Walker-Andrews A. S. Taxonomy for intermodal relations. In D. L. Lewkowicz, & R. Lickliter (Eds.), *The development of intersensory perception.* Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum, 1994.

Walker-Andrews A. S. Infants' perception of expressive behaviors: Differentiation of multimodal information. *Psychological Bulletin,* 1997, *121,* 437–456.

Walker-Andrews A. S., Bahrick L. E., Raglioni S. S., & Diaz I. Infants' bimodal perception of gender. *Ecological Psychology,* 1991, *3,* 55–75.

Walker-Andrews A. S., & Lennon E. M. Auditory-visual perception of changing distance by human infants. *Child Development,* 1985, *56,* 544–548.

Walker-Andrews A. S., & Lennon E. M. Infants' discrimination of vocal expressions: Contributions of auditory and visual information. *Infant Behavior and Development,* 1991, *14,* 131–142.

Wall P. D. & Sweet W. H. Temporary abolition of pain in man. *Science,* 1967, *155,* 108–109.

Wall P. D. *Pain: The science of suffering.* London: Weidenfeld & Nicolson, 1999.

Wallace P. Individual discrimination of humans by odor. *Physiology and Behavior,* 1977, *19,* 577–579.

Wallach H. Brightness constancy and the nature of achromatic colors. *Journal of Experimental Psychology,* 1948, *38,* 310–324.

Wallach H. The perception of neutral colors. *Scientific American*, 1963, *208*, 107–116.

Wallach H., Newman E. B., & Rosenzweig M. R. The precedence effect in sound localization, *American Journal of Psychology*, 1949, *62*, 315–336.

Wallach H., & O'Connell D. N. The kinetic depth effect. *Journal of Experimental Psychology*, 1953, *45*, 205–217.

Wallach H., & Slaughter V. The role of memory in perceiving subjective contours. *Perception & Psycbopbysics*, 1988, *43*, 101–106.

Wallman J., Gottlieb M. D., Rajaram V., & Fugate-Wentzek L. A. Local retinal regions control local eye growth and myopia. *Science*, 1987, *237*, 73–77.

Walls G. L. The *vertebrate eye and its adaptive radiation*. New York: Hafner, 1963.

Wang Q., Schoenlein R. W., Peteanu L. A., Mathies R. A., & Shank C. V. Vibrationally coherent photochemistry in the femtosecond primary event of vision. *Science*, 1994, *266*, 422–425.

Wang R. F., & Cutting J. E. Where we go with a little good information. *Psychological Science*, 1999, *10*, 71–75.

Warden C. J., & Baar J. The Muller-Lyer illusion in the ring dove, *Turtur risorius*. *Journal of Comparative Psychology*, 1929, *9*, 275–292.

Warkentin J., & Carmichael L. A study of the development of the air-righting reflex in cats and rabbits. *Journal of Genetic Psychology*, 1939, *55*, 67–80.

Warren R. M. Perceptual restoration of missing speech sounds. *Science*, 1970, *167*, 392–393.

Warren R. M., & Warren R. P. Auditory illusions and confusions. *Scientific American*, 1970, *223*, 30–36.

Warren W. H., &Hannon D. J. Direction of serf-motion is perceived from optical flow. *Nature*, 1988, *336*, 162–163.

Warren W. H., & Hannon D. J. Eye movements and optical flow. *Journal of the Optical Society of America A*, 1990, *7*, 160–169.

Warren W. H., Morris M. W., & Kalish M. L. Perception of translational heading from optical flow. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 1988, *14*, 646–660.

Warrington E. K. Neuropsychological studies of object recognition. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 1982, *B298*, 15–33.

Wasacz J. Natural and synthetic narcotic drugs. *American Scientist*, 1981, *69*, 318–324.

Wasserman G. S. Color vision: An historical introduction. New York: John Wiley, 1978.

Watson M., Greist-Bousquet S., & Schiffman H. R. Illusion decrement in wings-in and wings-out Muller-Lyer figures. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 1991, *29*, 139–142.

Watt D. G. Responses of cats to sudden falls: An otolith-originating reflex assisting landing. *Journal of Neuro-physiology*, 1976, *39*, 257–265.

Wead G., & Leilis G. *Film: Form and function*. Boston: Houghton Mifflin, 1981.

Wearden J. H., Edwards H., Fakhri M., & Percival. Why «sounds are judged longer than lights»: Application of a model of the internal clock in humans. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 1998, *51B*, 97–120.

Wearden J. H., & Penton-Voak I. S. Feeling the heat: Body temperature and the rate of subjective time, revisited. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 1995, *48B*, 129–141.

Wegel R. L., & Lane C. E. The auditory masking of one pure tone by another and its probable relations to the dynamics of the inner ear. *Physiological Review*, 1924, *23*, 266–285.

Wei E. T., & Seid D. A. AG-3–5: A chemical producing sensations of cold. *Journal of Pharmacy and Pharmacology*, 1983, *35*, 110–111.

Weiffenbach J. M. Chemical senses in aging. In T. V. Getchell R. L. Doty L. M. Bartoshuk, &J. B. Snow, Jr. (Eds.), *Smell and taste in health and disease*. New York: Raven Press, 1991.

Weil A. T., Zinberg N. E., & Nelson J. M. Clinical and psychological effects of marijuana in man. *Science*, 1968, *162*, 1234–1242.

Weinstein S. Intensive and extensive aspects of tactile sensitivity as a function of body part, sex, and laterality. In D. R. Kenshalo (Ed.), The *skin senses*. Springfield, IL: Charles C. Thomas, 1968.

Weintraub M. I. Vestibulopathy induced by high impact aerobics. A new syndrome: Discussion of 30 *cases. Journal of Sports Medicine and Physical Fitness*, 1994, *34*, 56–63.

Weisenberg M. Cultural and ethnic factors in reaction to pain. In I. Al-Issa (Ed.), *Culture and psychopathology*. Baltimore, MD: University Park Press, 1982.

Weiskrantz L. Hindsight and blindsight. *Neurosciences Research Program Bulletin*, 1977, *15*, 344–348.

Weiskrantz L. Unconscious vision: The strange phenomenon of blindsight. *Sciences*, 1992, *32*, 23–28.

Weiskrantz L. Consciousness lost and found: A neuro-physiological explanation. Oxford, England; Oxford University Press, 1997.

Weiskrantz L., Elliott J., & Darlington D. Preliminary observations on tickling oneself. *Nature*, 1971, *230*, 598–599.

Weiss B. A. Auditory sensitivity in the goldfish. *Journal of Auditory Research*, 1966, *6*, 321–335.

Weiss B. A. Lateral-line sensitivity in the goldfish *(Caras-sius auratus). Journal of Auditory Research*, 1969, *9*, 71–75.

Weiss B. A., & Brandspiegel L. Excessive sound levels generated at sports events. *Sound and Vibration*, July 6–8,1990.

Weiss B. A., Hewett T. T., & Mentzer J. R. Evidence that line illusions originate in the central nervous system. *Perceptual and Motor Skills*, 1979, *48*, 1165–1166.

Weiss B. A., Inemer B. R., &Johnson M. E. Evidence for night schooling and the implications for lateral-line function. Unpublished manuscript, 2000.

Weiss B. A., & Martini J. L. Lateral-line sensitivity in the blind cave fish *(Anoptichthys jordani). Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1970, *71*, 34–37.

Weiss B. A., Strother W. F., & Hartig G. M. Auditory sensitivity in the bullhead catfish *(Ictalurus nebulosis). Proceedings of the National Academy of Science*, 1969, *64*, 552–556.

Weiss D. J. The impossible dream of Fechner and Stevens. *Perception*, 1981, *10*, 431–434.

Welch R. B. *Perceptual modification: Adapting to altered sensory environments*. New York: Academic Press, 1978.

Welch R. B. Adaptation of space perception. In K. R. Boff, L. Kaufman & J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance. Volume 1: Sensory processes and perception.* New York: John Wiley, 1986.

Welch R. B., Bridgeman B., Anand S., & Browman K. E. Alternating prism exposure causes dual adaptation and generalization to a novel displacement. *Perception & Psycbopbysics,* 1993, *54,* 195–204.

Welker W. I., & Campos G. B. Physiological significance of suici in somatic sensory cerebral cortex in mammals of the family *procyonidae. Journal of Comparative Neurology,* 1963, *120,* 19–36.

Wendt G. R. Vestibular functions. In S. S. Stevens (Ed.), *Handbook of experimental psychology.* New York: Wiley, 1951.

Wenger M. A., Jones F. N., & Jones M. H. *Physiological psychology.* New York: Holt, Rinehart and Winston, 1956.

Wenzel B. M. Chemoreception. In E. C. Carterette & M. P. Friedman (Eds.), *Handbook of perception. Volume III: Biology of perceptual systems.* New York: Academic Press, 1973.

Wertheimer, Max. Principles of perceptual organization. In DC Beardslee & M. Wertheimer (Eds.), *Readings in perception.* New York: D. Van Nostrand, 1958. An abridged translation by Michael Wertheimer of Untersuchungen zur Lehre yon der Gestalt, II. *Psycbologische Forschung,* 1923, *4,* 301–350.

Wertheimer M. Hebb and Senden on the role of learning in perception. *American Journal of Psychology,* 1951, *64,* 133–137.

Wertheimer M. Constant errors in the measurement of kinesthetic figural aftereffects. *American Journal of Psychology,* 1954, *67,* 543–546.

Wertheimer M. Psychomotor coordination of auditory and visual space at birth. *Science,* 1961, *134,* 1692.

Westheimer G. The eye as an optical instrument. In K. R. Boff, L. Kaufman & J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance.* Volume I: *Sensory processes and perception.* New York: Wiley, 1986.

Westheimer G. Simultaneous orientation contrast for lines in the human fovea. *Vision Research,* 1990, *30,* 1913–1921.

Westheimer G. Gestalt theory reconfigured: Max Wertheimer's anticipation of recent developments in visual neuroscience. *Perception,* 1999, *28,* 5–15.

Wever *E. G. Theory of hearing.* New York: Wiley, 1949.

Wever E. G., & Bray C. W. Present possibilities for auditory theory. *Psychological Review,* 1930, *37,* 365–380.

Wever E. G., & Bray C. W. The perception of low tones and the resonance-volley theory. *Journal of Psychology,* 1937, *3,* 101–114.

Whalen D. H., & Libennan A. M. Speech perception takes precedence over nonspeech perception. *Science,* 1987, *237,* 169–171.

Whalen P. J. Fear, vigilance and ambiguity: Initial neu-roimaging studies of the human amygdala. *Current Directions in Psychological Science,* 1998, *7,* 1–11.

Whalen P. J., Rauch S. L., Etcoff N. L., Mclnerney S. C., Lee M. B., & Jenike M. A. Masked presentations of emotional facial expressions modulate amygdala activity without explicit knowledge.

Wheeler D. D. Processes in word recognition. *Cognitive Psychology,* 1970, *1,* 59–85.

White B. L. Child development research: An edifice without a foundation. *Merrill-Palmer Quarterly of Behavior and Development,* 1969, *15,* 47–78.

White B. L., Castle P., & Held R. Observations on the development of visually-directed reaching. *Child Development,* 1964, *35,* 349–364.

White B. W., Saunders F. A., Scadden L., Bach-y-Rita P., & Collins C. C. Seeing with the skin. *Perception & Psychophysics,* 1970, *7,* 23–27.

White C. W., & Montgomery D. A. Memory colors in afterimages: A bicentennial demonstration. *Perception & Psychophysics,* 1976, *19,* 371–374.

Whitmore D., Foulkes N. S., & Sassone-Corsi P. Light acts directly on organs and cells in culture to set the vertebrate circadian clock. *Nature,* 2000, *404,* 87–91.

Wiesel R. N., & Raviola E. The mystery of myopia. The *Sciences,* 1986, *26,* 46–52.

Wiesel T. N., & Hubel D. H. Single-cell responses in stri-ate cortex of kittens deprived of vision in one eye. *Journal of Neurophysiology,* 1963, *26,* 1003–1017.

Wiley T. L., Cruickshanks K. J., Nondahl D. M., Tweed T. S., Klein R., & Klein R. E.K. Aging and high-frequency hearing sensitivity. *Journal of Speech, Language, and Hearing Research,* 1998, *41,* 1061–1072.

Wiley T. L., Cruickshanks K. J., Nondahl D. M., Tweed T. S., Klein R., & Klein R. E.K. Aging and word recognition in competing message. *Journal of the American Academy ofAudiology,* 1998, *9,* 191–198.

Willer J. C., Dehen H., & Cambier J. Stress-induced analgesia in humans: Endogenous opioids and naloxone-reversible depression of pain reflexes. *Science,* 1981, *212,* 689–691.

Wilson H. C. A critical review of menstrual synchrony research. *Psychoneuroendocrinology,* 1992, *17,* 565–591.

Wilson H. R. Development of spatiotemporal mechanisms in infant vision. *Vision Research,* 1988, *28,* 611–628.

Wilsoncroft W. E., & Griffiths R. S. Time perception and body temperature; A review. *Psychological Documents,* 1985, *15,* 1–12.

Winckelgren I. How the brain «sees» borders where there are none. *Science,* 1992, *256,* 1520–1521.

Witelson S. F. The brain connection: The corpus callosum is larger in left-handers. *Science,* 1985, *229,* 665–668.

Witkin H. A. The perception of the upright. *Scientific American,* 1959, *200,* 50–70.

Wolf G. Innate mechanisms for regulation of sodium intake. In C. Pfaffmann (Ed.), *Olfaction and taste.* New York: Rockefeller University Press, 1969.

Wolpert L. Lord of the drosophilae. *The New York Times* (Book review, Section 7), May 2, 1999, pp. 33.

Wong E., & Weisstein N. A new perceptual context-superiority effect: Line segments are more visible against a figure than against a ground. *Science,* 1982, *218,* 587–589.

Wong R., & Jones W. Saline intake in hamsters. *Behavioral Biology,* 1978, *24,* 474–480.

Wood H. Psychophysics of active kinesthesis. *Journal of Experimental Psychology,* 1969, *79,* 480–485.

Woodrow H. Time perception. In S. S. Stevens (Ed.), *Handbook of experimental psychology.* New York: Wiley, 1951.

Woodworth R. S. *Experimental psychology*. New York: Henry Holt, 1938.

Woodworth R. S. *Psychology* (4th ed.). New York: Henry Holt, 1940.

Woodworth R. S., & Schlosberg H. *Experimental psychology*. New York: Henry Holt, 1954.

Wolpert. L. Lord of the drosophilae. *New York Times* (book review; section 7), May 2, 1999, p. 33.

Worshel P., & Dallenbach K. M. «Facial vision»: Perception of obstacles by the deaf-blind. *American Journal of Psychology*, 1947, *60*, 502–553.

Worshel P., & Dallenbach K. M. The vestibular sensitivity of deaf-blind subjects. *American Journal of Psychology*, 1948, *61*, 94–98.

Wright W. D. A re-determination of trichromatic coefficients of the spectral colours. *Transactions of the Optical Society of London*, 1928–1929, *30*, 141–164.

Wright W. D. The rays are not coloured. *Nature*, 1963, *198*, 1239–1244.

Wright W. D. *The rays are not coloured*. New York: American Elsevier, 1967.

Wyatt H. J. Singly and doubly contingent aftereffects involving color, orientation and spatial frequency. *Vision Research*, 1974, *14*, 1185–1193.

Wyburn G. M., Pickford R. W., & Hirst R. J. *Human senses and perception*. Toronto: University of Toronto Press, 1964.

Wysocki C. J., & Meredith M. The vomeronasal system. In T. E. Finger & W. L. Silver (Eds.), *Neurobiology of taste and smell*. New York: John Wiley, 1987.

Wysocki C. J., Pierce J. D., & Gilbert A. N. Geographic, cross-cultural, and individual variation in human olfac-tion. In T. V. Getchell R. L. Doty L. M. Bartoshuk, & J, B, Snow (Eds.), *Smell and taste in health and disease*. New York: Raven Press, 1991.

Wyttenbach R. A., & Hoy R. R. Demonstration of the precedence effect in an *insect*. *Journal of the Acoustical Society of America*, 1993, *94*, 777–784.

Yaksh T. L. Opiate receptors for behavioral analgesia resemble those related to depression of spinal nociceptive neurons. *Science*, 1978, *199*, 1231–1233.

Yang G., & Masland R. H. Direct visualization of the dendritic and receptive fields of directionally selective retinal ganglion cells. *Science*, 1992, *258*, 1949–1952.

Yarbus A. L. *Eye movement and vision*. New York: Plenum Press, 1967.

Yeager J. Absolute time estimates as a function of complexity and interruptions of melodies. *Psycbonomic Science*, 1969, *15*, 177–178.

Yellott J. I. Binocular depth inversion. *Scientific American*, 1981, *245*, 148–159.

Yeshurun Y. & Carrasco M. Attention improves or impairs visual performance by enhancing spatial resolution. *Nature*, 1998, *396*, 72–75.

Yin T. C. T., Kuwada S., & Sujaku Y. Interaural time sensitivity of high-frequency neurons in the inferior collicu-lus. *Journal of the Acoustical Society of America*, 1984, *76*, 1401–1410.

Yonas A., Granrud C. E., Arteberry M. E., & Hanson B. L. Infants' distance from linear perspective and texture gradients. *Infant Behavior and Development*, 1986, *9*, 247–256.

Yonas A., Kuskowski M., & Sternfels S. The roles of frame of reference in the development of responsive-ness to shading information. *Child Development*, 1979, *50*, 495–500.

Yoon C. K. Synesthesia: The taste of music, the sound of color. *Journal of the National Institute of Health Research*, 1997, *9*, 25–27.

Yost W. A., & Nielsen D. W. *Fundamentals of hearing.* New York: Holt, Rinehart and Winston, 1977.

Young F. A. Development of optical characteristics for seeing. In F. A. Young & D. B. Lindsley (Eds.), *Early experience and visual information processing in perceptual and reading disorders.* Washington, DC: National Academy of Sciences, 1970.

Young M. P., & Yamane S. Sparse population coding of faces in the inferotemporal cortex. *Science,* 1992, *256,* 1327–1331.

Young R. A. Some observations on temporal coding of color vision: Psychophysical results. *Vision Research,* 1977, *17,* 957–965.

Yuodelis C., & Hendrickson A. A qualitative and quantitative analysis of the human fovea during development. *Vision Research,* 1986, *26,* 847–855.

Zadnik K., Satariano W. A., Mutti D. O., Sholtz R. I., & Adams A. J. The effect of parental history of myopia on children's eye size. *Journal of the American Medical Association,* 1994, *271,* 1323–1327.

Zahorik D. M., & Maier S. F. Appetitive conditioning with recovery from thiamine deficiency as the unconditional stimulus. *Psycbonomic Science,* 1969, *17,* 309–310.

Zakay D. Subjective time and attentional resource allocation; An integrated model of time estimation. In I. Levin & D. Zakay (Eds.), *Time and human cognition: A life-span perspective.* Amsterdam: North-Holland. 1989.

Zakay D. Relative and absolute duration judgments under prospective and retrospective paradigms. *Perception & Psychophysics,* 1993, *54,* 656–664.

Zakay D., & Block R. A. Temporal cognition. *Psychological Science.* 1997, *6,* 12–16.

Zakay D., & Fallach E. Immediate and remote time estimation—A comparison. *Acta Psychologica,* 1984, *57,* 69–81.

Zakay D., Nitzan D., & Glicksohn,J. The influence of task difficulty and external tempo on subjective time estimation. *Perception & Psychophysics,* 1983, *34,* 451–456.

Zatorre R. J., Evans A. C., Meyer E., & Gjedde A. Lateral-ization of phonetic and pitch discrimination in speech processing. *Science,* 1992, *256,* 846–849.

Zattore R. J., Evans A. C., & Meyer E. Neural mechanisms underlying melodic perception and memory for pitch. *Journal of Neuroscience,* 1994, *14,* 1908–1919.

Zeigarnik B. Uber das Behalten eriedigter und uner-ledigter Handlungen. *Psychol. Forsch.,* 1927, *9,* 1–85.

Zeiazo P. R., Zeiazo N. A., & Kolb S. «Walking» in the newborn. *Science,* 1972, *176,* 314–315.

Zeiman S. Correlation of smoking history with hearing loss. *Journal of the American Medical Association,* 1973, *223,* 920.

Zihl J., von Cramon D., & Mai N. Selective disturbance of movement vision after bilateral brain damage. *Brain,* 1983, *106,* 313–340.

Zimbardo P. G., Anderson S. M., & Kabat L. G. Induced hearing deficit generates experimental paranoia. *Science,* 1981, *212,* 1529–1531.

Zingale C. M., & Kowler E. Planning sequences of sac-cades. *Vision Research,* 1987, *27,* 1327–1341.

Zipser K., Lamme V. A. F., & Schiller P. H. Contextual modulation in primary visual cortex. *Journal of Neuro-science,* 1996, *16,* 7376–7389.

Zola D. Redundancy and word perception during reading. *Perception & Psychophysics,* 1984, *36,* 280.

Zollner F. On a new way of pseudoscopy and its relation to the movement phenomena described by Plateau and Oppel. *Annalen der Pbysik und Chemie,* I860, 110 (whole series 86), 500–522.

Zotterman Y. Studies in the neural mechanism of taste. In W. A. Rosenblith (Ed.), *Sensory communication.* Cambridge, MA: MIT Press, 1961.

Zurek P. M., & Sachs R. M. Combination tones at frequencies greater than the primary tones. *Science,* 1979, *205,* 600–602.

Zusne L. *Visual perception of form.* New York: Academic Press, 1970.

Zwicker E., & Scharf B. Model of loudness summation. *Psychological Review,* 1965, *72,* 3–26.

Zwislocki J. J. Sound analysis in the ear: A history of discoveries. *American Scientist,* 1981, *69,* 184–192.

Алфавитный указатель

В

Г

Д

Л

М

Н

О

П

Р

С

Т

У

Ф

Х

Ц

Ч

Ш

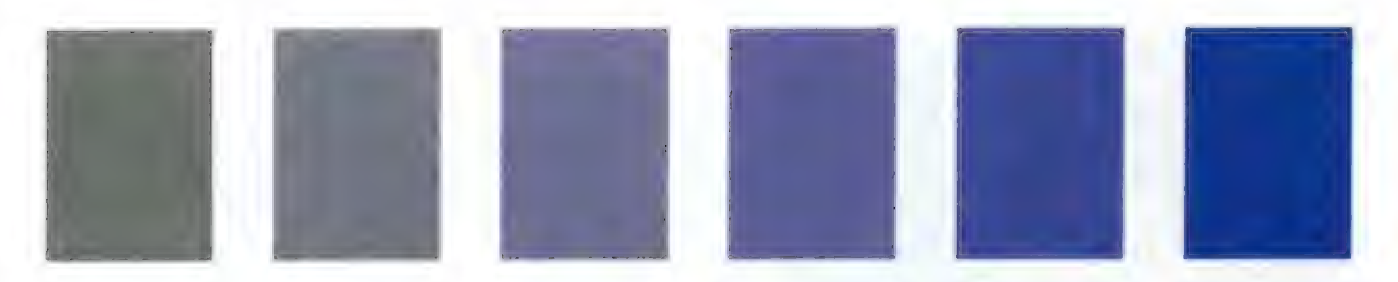
Э

Ю

Я

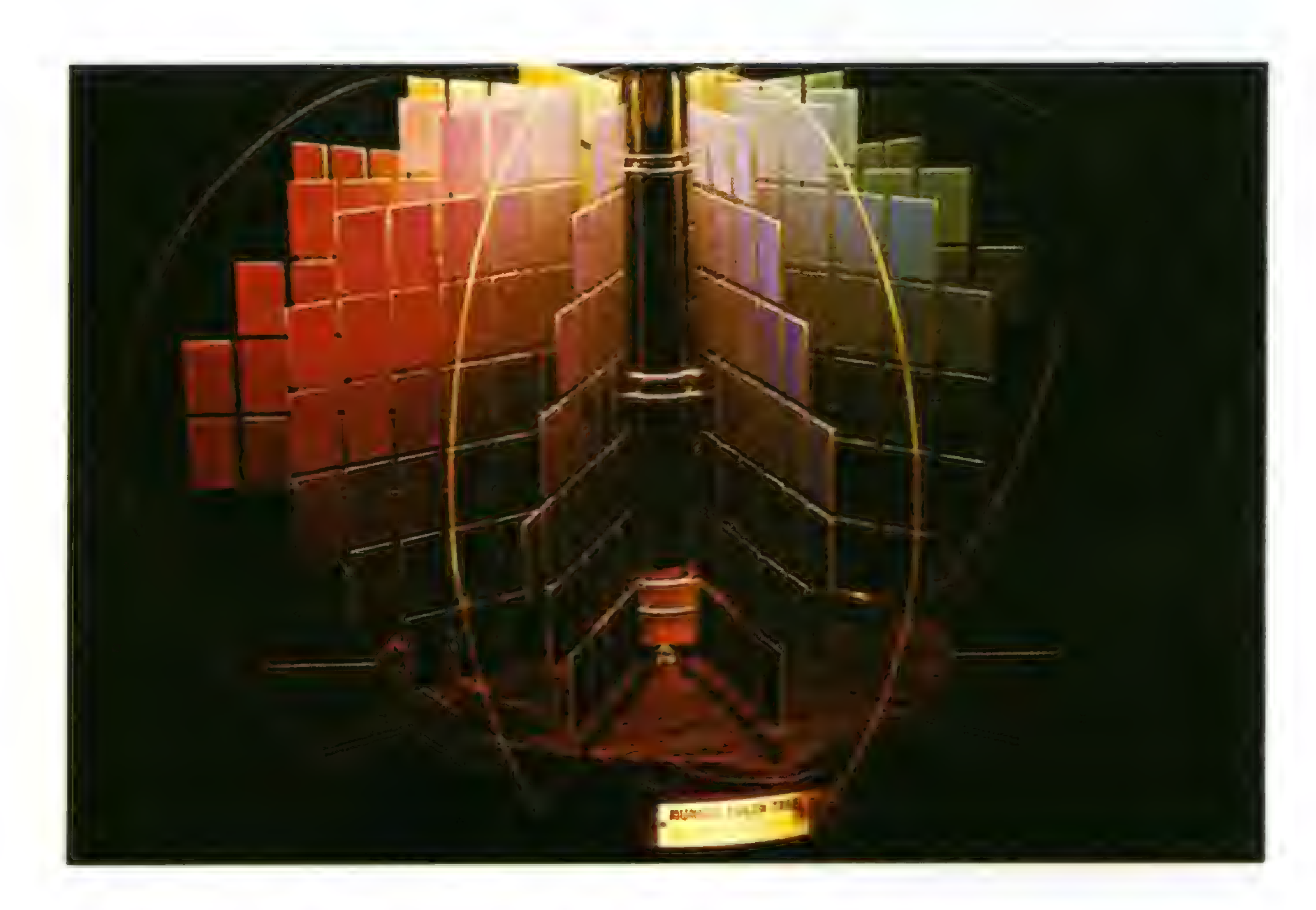
Иностранные термины

Символ



Цветная вклейка 1. Изменение насыщенности

По мере разбавления спектрально чистого ярко-синего цвета он постепенно бледнеет и, наконец, полностью утрачивает присущий ему цветовой тон.



Цветная вклейка 2. Цветной вариант веретена, изображенного на рис. 5.2

Указаны все три психологических параметра. Цветовой тон представлен по внешней границе окружности, яркость — вдоль вертикальной оси, насыщенность — вдоль радиуса, по направлению от центра к периферии.



Цветная вклейка 3.
Аддитивное смешение цветов

Цвета получены смешением света, окрашенного в разные цвета. Частичное перекрывание лучей красного, зеленого и синего прожекторов приводит к получению аддитивных смесей цветов. Например, смешение красного и зеленого цветов дает желтый цвет и т. д. Смесь всех трех цветов зрительная система воспринимает как белую (центр круга).

а *б*

Цветная вклейка 4. Аддитивное смешение цветов

Хроматическая поверхность квадрата: *а* — мозаика из красных и зеленых квадратов, каждый из которых образован двумя полосками, показанными под квадратом *а*. Хроматическая поверхность квадрата *б* воспринимается как однородная желто-оранжевая поверхность. На самом деле квадраты *а* и *б* отражают свет с совершенно разными длинами волн и кажется, что они сильно отличаются друг от друга. Однако если они освещены лампой накаливания и рассматриваются с расстояния, равного 10–12 футам (3–3,5 м), маленькие красные и зеленые квадраты, из которых образован квадрат *а*, перестают восприниматься по отдельности и их общее (т. е. аддитивное) воздействие на зрительную систему оказывается точно таким же, как и воздействие квадрата *б*.

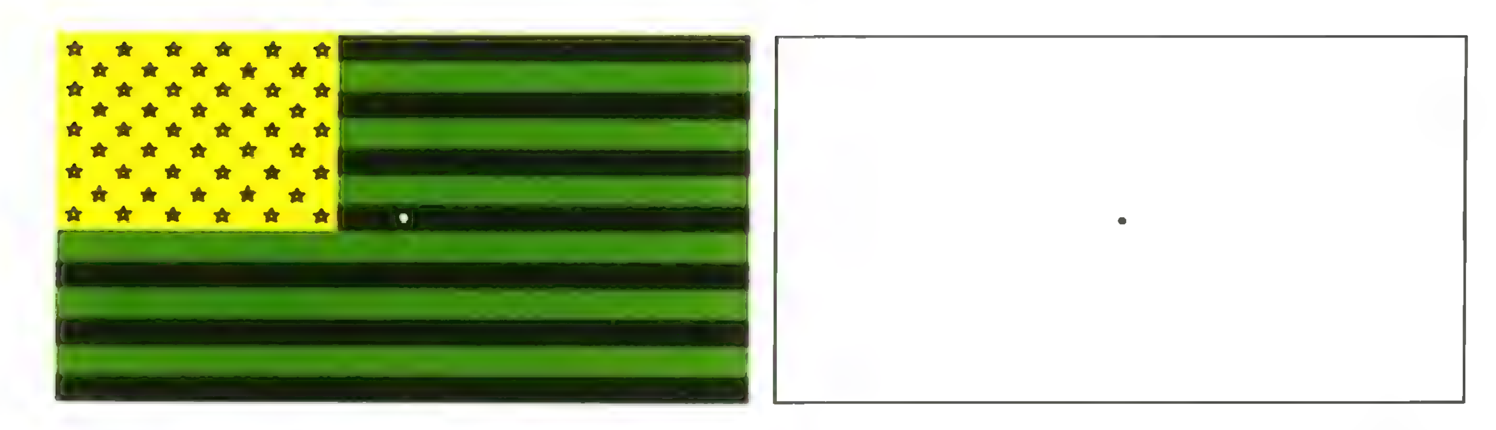
Цветная вклейка 5. Небольшой участок экрана цветного телевизора (увеличенная фотография)

Обратите внимание на то, что присутствуют только синие, зеленые и красные точки. Ощущения разных цветов возникают благодаря кодированию яркости каждой части изображения. Когда смотришь на экран включенного телевизора с расстояния, с которого принято смотреть телепередачи, индивидуальные цвета «смешиваются» друг с другом, «расплываются» (т. е. образуют аддитивные смеси), вызывающие при просмотре изображения разные цветоощущения. Например, если освещены только красные и зеленые точки, то возникает ощущение желтого цвета, а освещение точек всех трех цветов вызывает ощущение белого цвета.



Цветная вклейка 6.
Субтрактивное смешение цветов

Смешение красок и пигментов включает совместное поглощение, или «изъятие», ими лучей света с определенной длиной волны и отражение только тех лучей, которые способны отражать все компоненты. Например, как следует из рисунка, смешение желтого и синего пигментов дает зеленое окрашивание: синий абсорбирует желтый и отражает синий и зеленый, а желтый абсорбирует синий и отражает желтый и немного зеленого. В результате при смешении этих пигментов благодаря тому, что они вместе поглощают, или «изымают», синий и желтый, остается только зеленый цвет. (Напротив, при смешении синего и желтого света образуется окрашенная в серый цвет аддитивная смесь, поскольку эти цвета являются друг для друга комплементарными.) Результирующий цвет субтрактивной смеси пигментов является следствием цветоощущения, вызванного ею после смешения компонентов.



Цветная вклейка 7. Последовательный цветовой контраст и комплементарный последовательный образ

В течение примерно 30 с всматривайтесь в белую точку в центре флага, после чего переведите взгляд на черную точку в центре белого прямоугольника. Вы увидите красно-сине-белый американский флаг, т. е. прямоугольник будет окрашен в цвета, дополнительные зеленому, желтому и черному цветам.



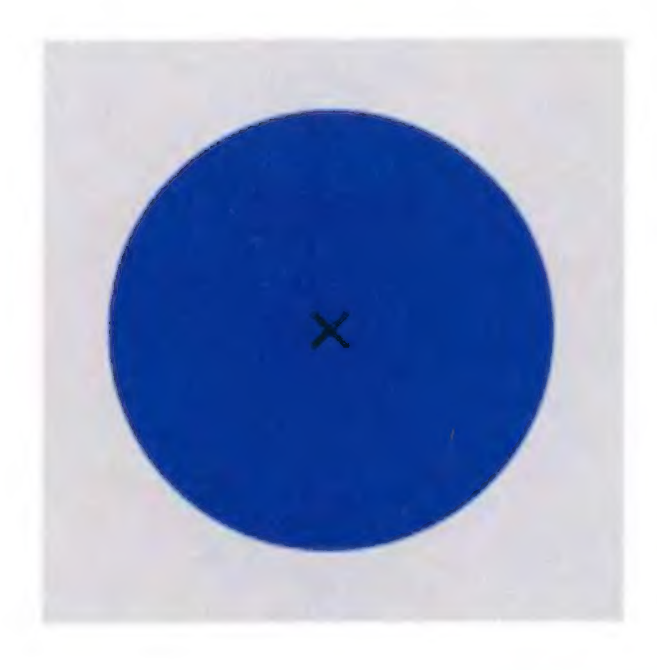
Цветная вклейка 8. Комплементарный последовательный образ и последовательный контраст

В течение примерно 30 с пристально всматривайтесь в крестик в центре синего квадрата, а затем переведите взгляд на крестик на желтом фоне. Вы увидите поверхность сверхнасыщенного желтого цвета.

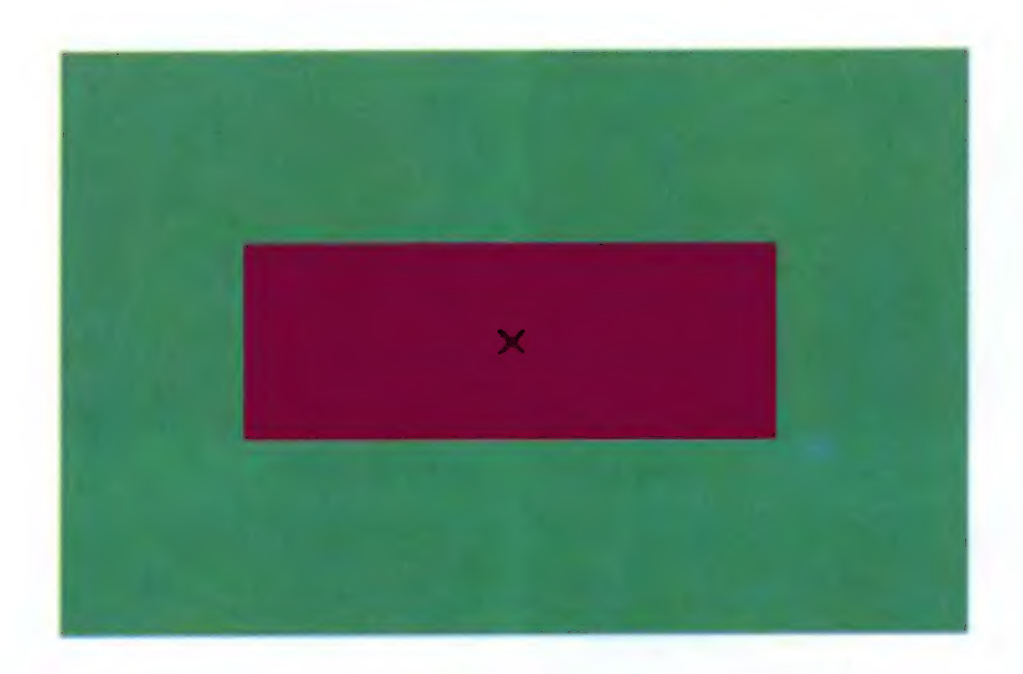


Цветная вклейка 9. Уменьшение насыщенности цвета в результате адаптации

Прикройте правую половину прямоугольника кусочком серой бумаги и в течение 30 с пристально всматривайтесь в крестик. Затем, продолжая всматриваться в него, уберите бумагу. Левая часть прямоугольника покажется вам более блеклой, нежели правая, которая раньше была прикрыта.

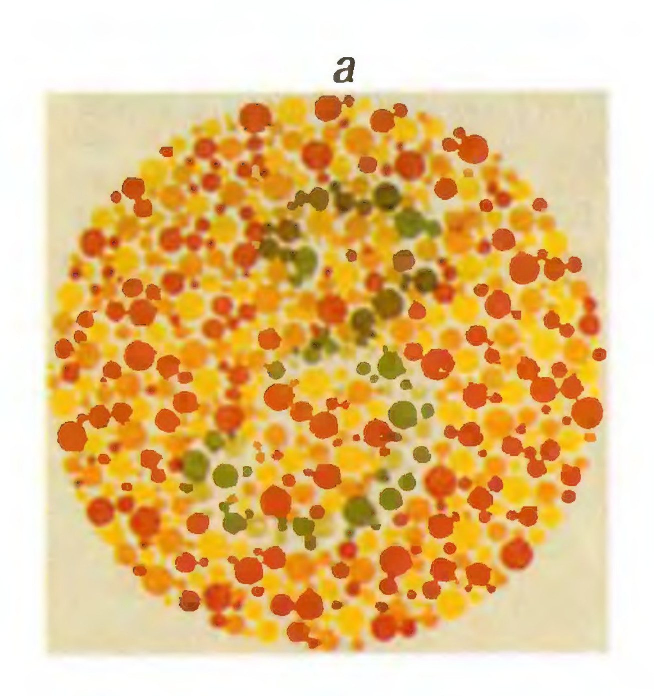


Цветная вклейка 10.
Одновременный цветовой контраст
В течение примерно 30 с всматривайтесь в крестик в центре круга. По краям круга появится легкое желтое свечение.

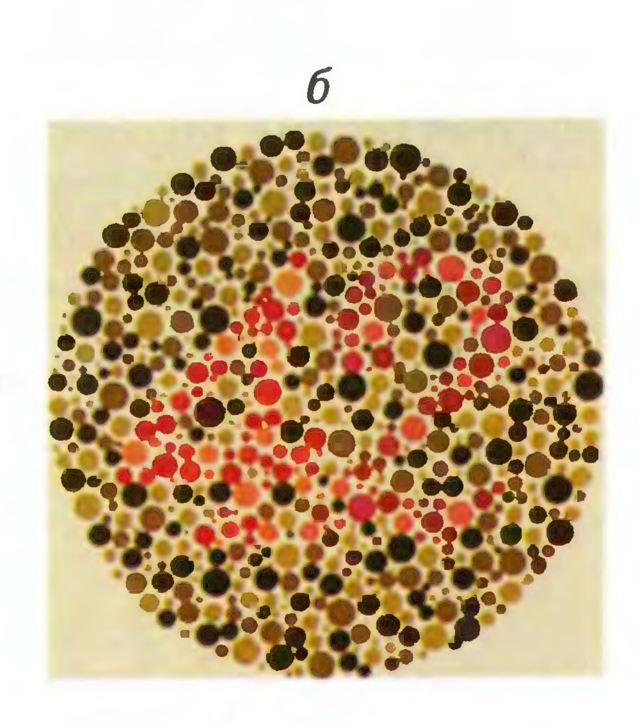


Цветная вклейка 11. Одновременный цветовой контраст
В течение примерно 30 с всматривайтесь в прямоугольник. Эффект «свечения» появится и вокруг прямоугольника, и вокруг его фона, поскольку они окрашены в дополнительные цвета.

а



б

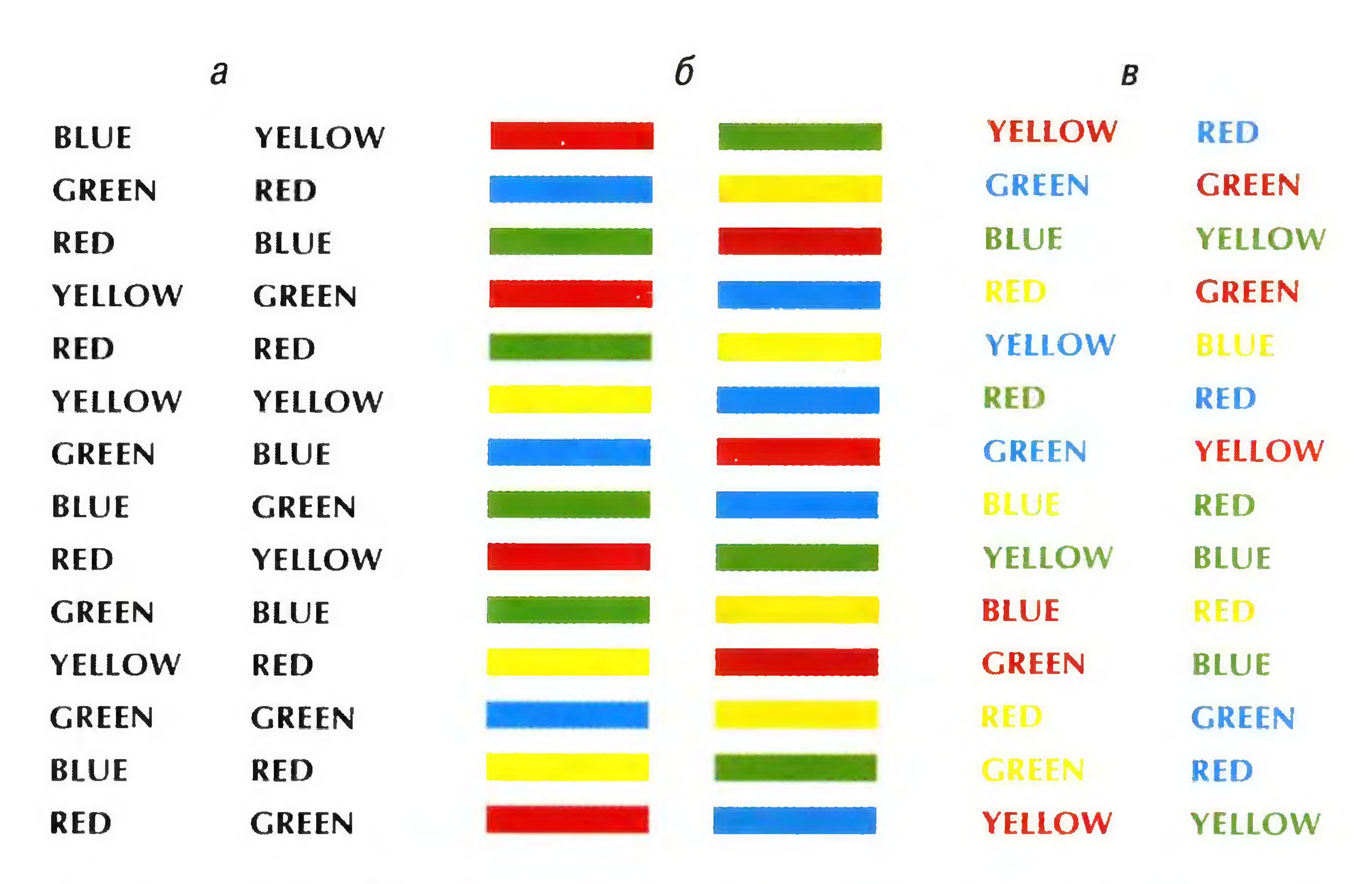


Цветная вклейка 12. *а* – люди с нормальным цветовым зрением — трихроматы — видят цифру 3, в то время как дихроматы с дефицитом красного или зеленого пигментов не видят никакой цифры, а лишь неупорядоченный набор точек; *б* — люди с нормальным цветовым зрением видят число 42, дихроматические дейтеранопы — только цифру 4, а протанопы — только цифру 2.



Цветная вклейка 13. Восприятие хроматического изображения индивидуумами с нормальным цветовым зрением и дихроматами

а — восприятие хроматической сцены наблюдателем с нормальным цветовым зрением; *б* — восприятие протанопа; *в* — восприятие дейтеранопа; *г* — восприятие тританопа.



Цветная вклейка 14. Чтобы прочитать перечень названий цветов (*а*) или назвать цвета всех полос (*б*), испытуемому требуется значительно меньше времени, чем для того, чтобы назвать цвета красок, которыми напечатаны слова (*в*).



Цветная вклейка 15. «Девушка в красной шляпе». Портрет работы Яна Вермеера (1632–1675). В живописи ощущение глубины и светимости усиливается за счет использования светотени и рассеянного света.



Цветная вклейка 16. Рембрандт ван Рейн (1606–1669). Репродукция «Портрета молодого человека» (масло, дерево).

Даже если смотришь на этот автопортрет Рембрандта невооруженным глазом, то и тогда он воспринимается как выдающийся пример передачи живописцем таких пространственных признаков, как глубина и удаленность. Но если смотреть на него через трубу, уменьшающую влияние плоскостных признаков картины, эффект глубины, как и общее впечатление от полотна, усиливается. (Этот автопортрет, созданный 23-летним Рембрандтом, — первый из примерно 60 автопортретов, написанных художником на протяжении всей жизни и передающих средствами живописи драму физического старения человека.)